Brennwertbestimmungen und Stoffklassentrennungen beim Erlenblattkäfer (AGELASTICA ALNI, Chrysomelidae) und Erlenblättern (ALNUS GLUTINOSA, Betulaceae) – Bedeutung und Anwendbarkeit in der ökologischen Energetik

vorgelegt von
Werner d'Oleire-Oltmanns
aus Salzberg/Berchtesgaden

Brennwertbestimmungen und Stoffklassentrennungen beim Erlenblattkäfer (AGELASTICA ALNI, Chrysomelidae) und Erlenblättern (ALNUS GLUTINOSA, Betulaceae) – Bedeutung und Anwendbarkeit in der ökologischen Energetik

Den Naturwissenschaftlichen Fachbereichen
der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg

zur

Erlangung des Doktorgrades

vorgelegt von

Werner d'Oleire-Oltmanns
aus Salzberg/Berchtesgaden

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Als Dissertation genehmigt von den Naturwissenschaftlichen Fachbereichen
der Universität Erlangen-Nürnberg

Tag der mündlichen Prüfung: 18. JULI 1977

Vorsitzender der Promotionskommission: Professor Dr. E. Schweizer

Erstberichterstatter: Professor Dr. G. Rüppell

Zweitberichterstatter: Professor Dr. G. Seitz

Inhaltsverzeichnis

Einleitung 3

Material und Methoden 5

Tier- und Pflanzenmaterial 5

Brennwertbestimmung 6

Stoffklassentrennung 7

Bestimmung des Aschegehaltes 8

Statistik und Auswertung 8

Ergebnisse und Interpretationen 10

Allgemeine Bemerkungen 10

I. Stoffklassenzusammensetzung 10

1. Adulte Tiere 10

1.1. Lipide 10

1.2. Proteine 11

1.3. Chitin 11

1.4. Kohlenhydrate 12

1.5. Ninhydrinpositive Substanzen (NPS) 12

2. Eier und Larven 13

2.1. Lipide 13

2.2. Proteine 13

2.3. Chitin 13

2.4. Kohlenhydrate 14

2.5. Ninhydrinpositive Substanzen (NPS) 14

II. Brennwerte 15

1. Adulte Käfer 15

2. Larven 15

3. Erlenblätter 16

Diskussion der Meßergebnisse 17

1. Stoffklassen und Brennwerte 17

2. Verlgeich der Stoffklassen- und Brennwertbestimmungen 19

Vergleich kalorischer Werte verschiedener Tiere und Pflanzen .. 21

1. Werte für Bakterien und pflanzliches Material 22
2. Tierisches Material 23

Methodische Probleme und Fehler 27

1. Brennwertbestimmung 27
   1.1. Die Mischsubstanz Organismus 28
   1.2. Probenzahl 30
   1.3. Weitere Fehlermöglichkeiten 31
2. Stoffklassentrennung 31

Folgerungen 32

Schlußbetrachtung 36

Anhang 39

Zusammenfassung 40

Literaturverzeichnis 42

Einleitung

Sowohl die Brennwertbestimmung als auch die Stoffklassentrennung sind eingeführte Methoden für energetische Betrachtungen in Ökologie und Physiologie (Calvet u. Prat 1963; Collatz u. Speck 1970; Fischer 1972; Klekowski u. Fischer 1975; Lieth 1968; Paine 1966, 1971; Petrusewicz 1967; Skinner 1969).

Bei der Trennung in Stoffklassen werden meist nur die mengenmäßig bedeutsamen Substanzgruppen gemessen. Dies sind bei tierischem Material die energiereichen Lipide und die Proteine, bei Pflanzen werden zusätzlich der Rohfasergehalt und oft die Kohlenhydratfraktion gemessen. Die Bestimmung der verschiedenen Fraktionen wird gravimetrisch oder photometrisch durchgeführt.

Die andere Methode zur Ermittlung von Energiegehalten ist die Bestimmung des Brennwertes, die meist als Kalorimetrie bezeichnet wird. Da jedoch unter Kalorimetrie eine Vielzahl von methodisch völlig unterschiedlichen Meßvorgängen bezeichnet werden, soll auf diesen Begriff weitgehend verzichtet werden. Brennwertbestimmungen wurden von Long (1934) in die botanische Ökologie eingeführt. Seine Apparaturen verlangten große Stoffmengen. Durch die Weiterentwicklung der Meßmethode entstand die Mikrobombe (z.B. Phillipson 1964). Dadurch konnten kleinere Probenmengen verbrannt werden. Mit Hilfe von Zusatzgeräten (Schindler et. al. 1971) kann die Probengröße noch weiter verringert werden.

Die Brennwertbestimmung als Methode zur Ermittlung von Faktoren im Energiebudget und Energieflüssen muß als wesentlicher Bestandteil bei der Entwicklung der ökologischen Energetik gelten. Die Anwendbarkeit thermodynamischer Faktoren wird in vielen Arbeiten ausgeweitet oder bestätigt (Heim 1974; Kozlowsky 1968; Paine 1971; Phillipson 1966; Scott 1965). Kritik an der Bedeutung der Brennwertbestimmung galt zum einen der Methode ansich (Boyd und Goddyear 1971), zum anderen auch der prinzipiellen Aussagekraft der Ergebnisse (Verduin 1972).

Die vorhandene Kritik bezieht sich lediglich auf anorganisches Material (Basu und Sale 1974) und auf punktuelle Messungen (Boyd u. Goodyear 1971). Durch die aufkommende Kritik und die enorme Be-

deutung der Brennwertbestimmung schien es von Interesse, die Methode auf ihre Aussagekraft an einem Beispiel während eines längeren Zeitraums zu testen. Die Brauchbarkeit der Brennwertbestimmung soll auch durch den Vergleich mit der anderen Methode für Energieermittlungen - der Stoffklassentrennung - am gleichen Objekt untersucht werden. Der Erlenblattkäfer (Agelastica alni) bot sich als geeignetes Objekt deshalb an, weil er als monophages Tier fast ausschließlich an Erlen (Alnus glutinosa) frißt und dadurch die Möglichkeit gegeben war, den Energiegehalt des Futters zu ermitteln.

Material und Methoden

Tier- und Pflanzenmaterial

Die Erlenblattkäfer (Agelastica alni) und die Blätter der Schwarzerle (Alnus glutinosa) wurden in einem bäuerlichen Erlenbruch mit Niederwald-Charakter bei Langensendelbach in der Nähe von Erlangen gesammelt. Die den Niederwald kennzeichnenden Austriebe aus den Stümpfen eigneten sich sehr gut für das Sammeln der Käfer und Blätter, da der größte Teil der "Bäume" leicht zugänglich war. Lediglich die Käfer des Jahres 1973 wurden einige Kilometer norwestlich von Göttingen von Herrn Schauermann gesammelt.

Die Trennung der adulten Tiere nach Geschlechtern wurde im Frühjahr durch Sammeln der kopulierenden Paare durchgeführt. In einigen wenigen Fällen wurden die Tiere nach Gewichtskriterien getrennt, da Männchen nicht schwerer als 25 mg Lebendgewicht sind, Weibchen während der Fortpflanzungszeit in der Regel weit darüber liegen. Diese Trennung war nicht befriedigend, daher wurden die Werte (3 Werte) in den Graphiken in Anführungsstriche gesetzt.

Außerhalb der Fortpflanzungszeit wurden die Tiere nicht nach Geschlechtern getrennt, da die vorliegende Art keinen deutlichen Geschlechtsdimorphismus aufweist. Bei der erforderlichen Materialmenge wäre eine Trennung nach anatomischen Merkmalen nicht durchführbar gewesen.

Die Tiere wurden in Glaszylindern gesammelt und am Sammelort in eine Kühlbox gestellt, um eine zu starke Aufheizung zu vermeiden. Im Labor wurden die Proben gewogen, der Teil für die Stoffklassentrennung in Methanol eingelegt und alles Material im Tiefkühlschrank aufbewahrt. Eier und Larven konnten nur zum Teil gewogen werden, deshalb wurden sie mit den Blättern gesammelt, auf denen sie saßen. Die Eier und Entwicklungsstadien wurden mit Blättern tiefgefroren und das Material im tiefgefrorenen Zustand von den Blättern gelöst. Dadurch wurden Verletzungen vermieden, und das die Eier festklebende Sekret konnte mit erfaßt werden.

Um möglichst vollständig alle Entwicklungsstadien (Eier und Larven) zu erfassen und einen repräsentativen Querschnitt durch die Population zu

erhalten, sollten sich die verschiedenen Stadien überlappen. Lediglich ein Überlappen adulter und larvaler Stadien wurde vermieden, da bei der Zusammensetzung der Käfer und Eier große Unterschiede auftreten (z.B. Chitingehalt). Bis zum Absterben der Frühjahrskäfer wurden Adulte gesammeln, danach Eier und dann Eier und bereits geschlüpfte Larven. Waren fast alle Eipakete geschlüpft, wurden nur noch Larven gesammelt. Die kleinsten Stadien wurden weggelassen, sobald sie seltener waren (Abb. 1). Wenn auch der Zeitpunkt, zu dem man eine Kategorie wegließ, subjektiv war, so wurde durch diese Methode trotzdem jedes Entwicklungsstadium mit Sicherheit erfaßt. Zusätzlich wurde hierdurch die große Streuung der Eiablagetermine und somit aller Entwicklungsstadien berücksichtigt, im Gegensatz zur einmaligen Sammlung jedes Stadiums. Letzteres wurde 1974 für Larven durchgeführt, die Tiere in Größenklassen eingeteilt und analysiert. Dabei ergeben sich Werte, die sehr schwanken und mit denen keine Aussagen über die Population oder die Entwicklung möglich sind (Abb. 2, 3, 4).

Die Puppen der untersuchten Art wurden nicht gemessen, da es trotz intensiver Suche nicht möglich war, genügend Material zu finden. Zudem sind die Puppen äußerst weich und werden bei der Suche häufig zerstört. Agelastica alni verpuppt sich im Boden. Die Larven scheiden ein Sekret aus, das in der Wirkung ähnlich dem der Köcherfliegenlarven ist: Mittels dieses Sekretes wird das umgebende Substrat verfestigt.

Die verschiedenen Blattformen (Sonnenblätter, Schattenblätter, Sommerblätter) wurden möglichst so gesammelt, daß sie statistisch verteilt waren. Dazu wurden einige Zweige geschnitten, die Blätter im Labor abgetrennt und tiefgefroren.

Brennwertbestimmung

Alle Brennwerte wurden in cal/g TG (mit oder ohne Asche) angegeben. Auf eine Verwendung der Benennung Joule wurde verzichtet, da in der ökologischen Literatur bisher fast ausschließlich Angaben mit der Benennung Kalorien zu finden sind. Der Umrechnungsfaktor von Kalorien in Joule: 1 cal = 4,186 J.

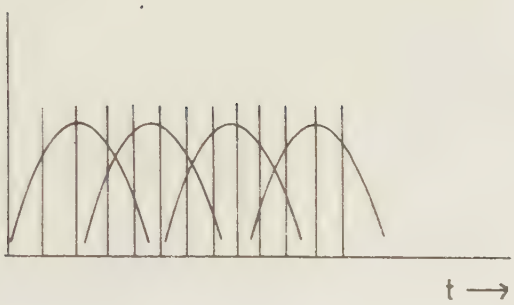

Abb. 1 Schematische Darstellung des Auftretens verschiedener Entwicklungsstadien des Erlenblattkäfers.
Abszisse: Jahreszeit.
Ordinate: relative Häufigkeit.
Die senkrechten Striche kennzeichnen mögliche Sammeltermine.

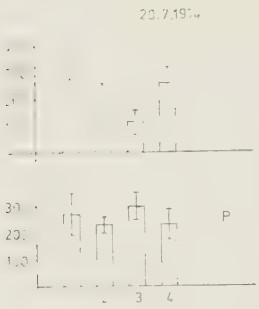

Abb. 2
Lipid- (oben) und Proteingehalte (unten) verschiedener Größenklassen der Larven des Erlenblattkäfers am 20.7.1974.
Abszisse: Größenklassen, von 1 nach 4 abnehmende Länge und Gewicht.
Ordinate: Milligramm pro Gramm Trockengewicht.

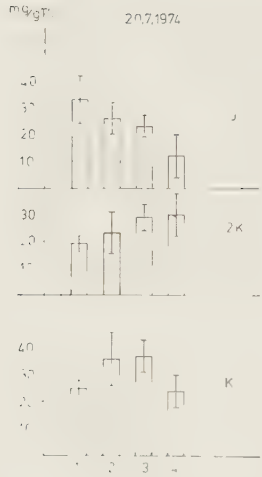

Abb. 3
Gehalt an Mono- und Oligosacchariden (I, oben), alkalilöslichen Polysacchariden (2K, Mitte) und säurelöslichen Polysacchariden (K, unten) verschiedener Größenklassen der Larven des Erlenblattkäfers am 20.7.1974 (vergl. Abb. 2).

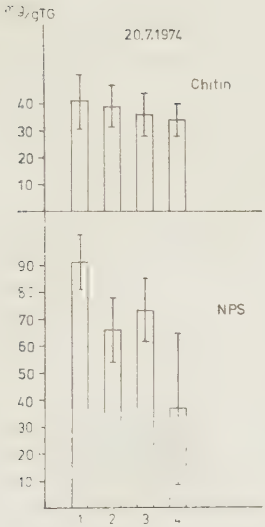

Abb. 4 Gehalt an Chitin (oben) und Ninhydrinpositive Substanzen (NPS) (unten) verschiedener Größenklassen der Larven des Erlenblattkäfers am 20.7.1974 (vergl. Abb. 2).

Alle Proben wurden lyophilisiert und anschließend über P_2O_5 aufbewahrt. Das Blattmaterial wurde in einer Kugelmühle (Korundtopf und Achatkugeln) gemahlen und anschließend in Pillen gepreßt.

Das Tiermaterial wurde als Ganzes verbrannt, um keine Lipidanteile zu verlieren. Die Eier und die kleinen Larvenstadien wurden für die Verbrennung in Gelantinekapseln - die mir die Firma ELANCO dankenswerterweise zur Verfügung stellte - gefüllt, um genügend Masse zu bekommen. Nach diesen vorbereitenden Arbeiten wurde das Material erneut getrocknet, anschließend das Gewicht bestimmt und verbrannt. Die Microbombe wurde mit Benzoesäure der Firma RIEDEL de HAEN mit garantierem Brennwert geeicht. Die Messungen wurden mit einem Schreiber registriert und graphisch ausgewertet.

Als Bombe wurde eine modifizierte Phillipsonbombe verwendet, die Professor LAMPRECHT im Institut für Biophysik der Freien Universität Berlin entwickelt hat. Die Veränderungen bestehen vorwiegend in einer abgewandelten Temperaturmessung. Anstelle der üblichen Thermoelemente wird hier ein Peltierelement zur Messung der Temperatur herangezogen. Dadurch wird die Messgenauigkeit um den Faktor 10 gesteigert. Als Bombe wurde ein zyklindrisches Gefäß genommen, um eine größere Auflagefläche zu haben. Durch die größere und konstante Auflagefläche und die genauere Temperaturmessung ist diese Variation anderen Ausführungen der Microbombe überlegen.
Die Verbrennung wurde nach dem in allen Handbüchern üblichen Verfahren durchgeführt, als Zünddrant wurde Platindrant mit 0,1 mm Durchmesser verwendet. Die Messungen wurden bei möglichst konstanter Temperatur(max. Schwankung +/- 1°C) durchgeführt.

Stoffklassentrennung

Die Stoffklassen wurden nach dem Trennungsgang und den Bestimmungsmethoden von Speck und Urich (1969) und Collatz und Speck (1970) analysiert. Im allgemeinen wurden pro Sammeltermin 10 Proben, selten 7 getrennt. Diese für kleine Probengrößen ausgearbeitete Methode wurde inzwischen für sehr unterschiedliche Organismen und Fragen heran-

gezogen (z.B. Hoffmann 1973; Teckelmann 1974). Mittels verschiedener Fäll- und Lösungsmittel wird der Organismus in Proteine, Lipide, Intermediärprodukte (diese enthalten die Fraktionen I = Mono- und Oligosaccharide und NPS = Ninhydrinpositive Substanzen), säurelösliche (K) und alkalilösliche (2K) Polysaccharide und nichtlösliche Substanzen (in diesem Fall Chitin) getrennt. Alle löslichen Fraktionen wurden photometrisch mittels Vergleichssubstanz gemessen, Chitin gravimetrisch.

Die Eier wurden nach einem leicht veränderten Trennungsgang bearbeitet. Die die Eipakete verklebende Substanz ist nicht in Methanol löslich, daher ist ein "normaler" Trennungsgang nur mit großen Einbußen an der Ausbeute durchführbar. Da sich der "klebrige Stoff" jedoch in Chloroform sehr gut löst, wurde die Trennung mit der Chlorophorm-Methanolphase begonnen, was keinen Einfluß auf die gewonnene Zahl an Fraktionen und Substanzgruppen hat.

Bestimmung des Aschegehaltes

Zur Bestimmung des Aschegehaltes wurde das getrocknete Material bei 550°C in einem Muffelofen trocken verascht. Höhere Temperaturen dürfen wegen der sonst eintretenden Fehler (Paine 1964) nicht verwendet werden.

Statistik und Auswertung

Es wurden übliche statistische Methoden verwendet. Die Überprüfung der Werte auf eine Normalverteilung wurde unterlassen, da alle Werte als Stichprobe einer Menge, der Population (Käfer und Blätter) stammen, die als normal verteilt anzusehen ist. Durch die zufällige Stichprobe und die Sammelform können die Proben Zufallsereignissen sehr ähnlich sein.

Bei der Stoffklassentrennung wurde wegen der hohen Streuung der Einzelmeßwerte lediglich die Standardabweichung angegeben. Eine weitergehende statistische Betrachtung wurde aufgrund dieser Streuung und der damit verbundenen eingeschränkten Möglichkeiten zu statistischen Aussagen unterlassen.

Aufgrund der herrschenden Verwirrung bei statistischen Angaben werden hier die Formeln zu den verwendeten Begriffen angeführt:

Standardabweichung (s) $$s = \sqrt{\frac{\Sigma x_i - n\left(\frac{\Sigma x_i}{n}\right)^2}{n - 1}}$$

f-Test $$f_o = \frac{s_1^2}{s_2^2}$$

t-Test $$t_o = \sqrt{\frac{n_1 \cdot n_2 (n_1 + n_2 - 2)}{n_1 + n_2}} \cdot \frac{\bar{x} - \bar{y}}{\sqrt{(n_1 - 1)\, s_1^2 + (n_2 - 1)\, s_2^2}}$$

Alle Fehlerbetrachtungen sind abschätzender Natur, soweit im Text nicht gesondert darauf verwiesen wird. Die Auswertung der meisten Werte wurde auf einer Rechenanlage (Wang 720) und den vorhandenen Peripheriegeräten mittels selbst angefertigter Programme durchgeführt.

Ergebnisse und Interpretationen

Allgemeine Bemerkungen

Die Angaben zur Biologie von Agelastica alni lassen sich in zwei Perioden gliedern. Die älteren beschäftigen sich mit der Schadwirkung an den wirtschaftlich noch genutzten Erlen (Anonymus 1885; Bock 1892; Scheidter 1909). In den neueren Arbeiten steht die Biologie der Tiere stärker im Vordergrund (Nowak 1966; Reichholf 1974).

Da zum einen Nowak bereits wesentliche Angaben zur Biologie des Käfers gemacht hat, zum anderen Tischler eine fünfjährige Untersuchung über Agelastica alni durchführte (Tischler briefliche Mittl, Arbeit ist im Druck), wurde hier auf die Darstellung der mehr zufallhaften Beobachtung zur Biologie der Tiere verzichtet. Da aufgrund der fehlenden Absicherung der Probefläche keine Geräte aufgestellt werden konnten, wurden keine Messungen von abiotischen Faktoren gemacht.

Trotzdem sollen einige Angaben - grober Natur - über die Witterung in den beiden Untersuchungszeiträumen gemacht werden. 1974 zeichnete sich durch ein sehr frühes und warmes Frühjahr aus, die Käfer erschienen auch bereits am 13.4., Anfang Mai setzte dann eine längere Kaltwetterperiode mit Nachtfrösten ein. Der Temperaturabfall war so stark, daß sich die Käfer wieder in den Boden zurückzogen, den sie kurze Zeit vorher verlassen hatten. Im Jahr 1975 traten erst am 1.5. Käfer auf, das Frühjahr war kälter, jedoch herrschten nach dem 1.5. im Durchschnitt bessere und wärmere Witterungsverhältnisse, sodaß die Schlüpftermine der Larven und das Absterben der alten Generation in beiden Jahren zu etwa der gleichen Zeit stattfand.

I. Die Stoffklassenzusammensetzung

1. Adulte Tiere

1.1. Lipide.

Der Verlauf der Lipidanteile (Abb. 5) zeigt bei Männchen und Weibchen im Frühjahr große Unterschiede. Besonders deutlich sind die Unterschiede bei Weibchen zu sehen. Die Werte liegen 1975

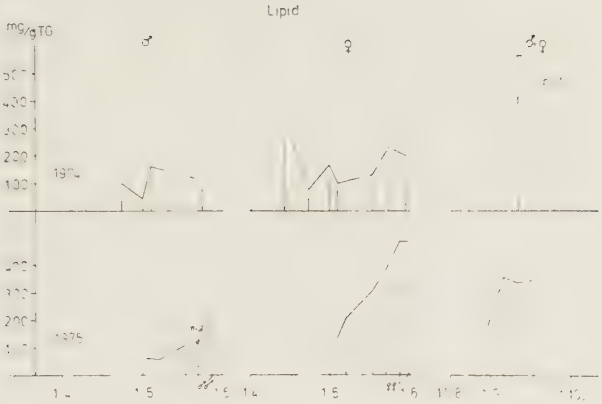

Abb. 5 Lipidgehalt adulter Erlenblattkäfer in den Jahren 1974 und 1975. Bei den in Anführungsstrichen gesetzten Werten für ♂♂ und ♀♀ war keine eindeutige Geschlechtertrennung möglich (vergl. Text).
Abszisse: Monatsangaben.
Ordinate: Milligramm pro Gramm Trockengewicht.
Die Balken stellen die Mittelwerte, die durchgezogene Linie die Mittelwerte plus Standardabweichung dar ($\bar{x} + s$).

wesentlich niedriger als im Vorjahr. Auffällig ist, daß 1975 die Tiere 3 Wochen später in Erscheinung treten. Durch die längere Verweildauer im Boden können diese Unterschiede erklärbar werden. Bei dem sich im Frühjahr erhöhenden Temperaturen des Bodens kommt es zu einer Steigerung der Stoffwechselrate, so daß die Tiere, die keine Nahrung aufnehmen, auf die Zehrung ihrer energiereichen Lipide angewiesen sind. Bei den Weibchen zeigt sich 1974 von Beginn an ein relativ ähnlicher, wenn auch stark schwankender Lipidgehalt, während 1975 eine stetige Zunahme von einem Minimalwert zu beobachten ist (von 8 % auf 35 % des Gesamtgehaltes an Stoffen). Die neue Generation im Herbst 1975 hat einen geringeren Lipidgehalt als im Vorjahr.

2. Proteine.

Der Proteingehalt der Tiere ist 1975 deutlich höher als im Vorjahr (Abb. 6). Der Verlauf der Proteingehalte in den beiden Jahren zeigt sowohl bei den Männchen als auch bei den Weibchen Ähnlichkeiten. Immer ist nach Erscheinen der Tiere im Frühjahr eine Abnahme zu beobachten, die dann zum Ende der Frühjahrsgeneration wieder ansteigt. Allerdings sind diese Unterschiede im Kurvenverlauf mit Vorsicht zu interpretieren, da die Abweichungen von Meßperiode zu Meßperiode ziemlich gering sind. Eine statistische Absicherung zwischen den Meßwerten einzelner Proben ist aufgrund der großen Schwankungen der Umweltfaktoren und der Probenzusammensetzung nicht angebracht (dies gilt ebenfalls für alle anderen Stoffgruppen). Die Herbstwerte in den beiden Jahren sind annähernd gleich groß.

3. Chitin.

Der Gehalt an Chitin schwankt weitaus weniger (Abb. 7) als der der Proteine und Lipide. Dies ist aus morphologischen Gründen auch verständlich. Die Schwankungen sind vorwiegend Abnahmen der Chitingehalte von Beginn des Auftretens im Frühjahr an. Da Chitin strukturgebunden ist und deshalb relativ konstant vorliegen wird, ist die Abnahme wie folgt zu erklären: Durch die Angaben im Verhältnis zur Einwaage (mg/g Trockengewicht) muß es bei einer Zunahme der anderen Stoffe zu einer relativen Ab-

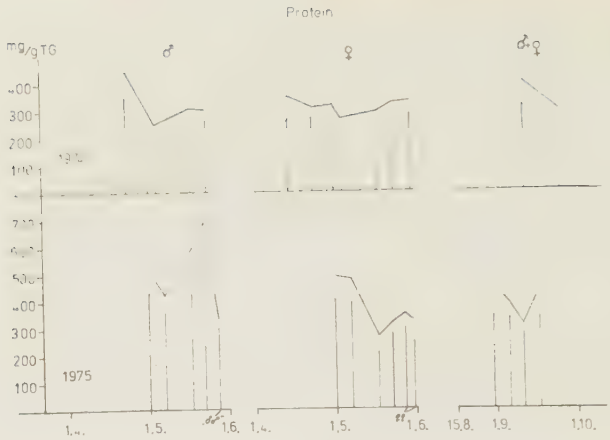

Abb. 6 Proteingehalt adulter Erlenblattkäfer in den Jahren 1974 und 1975 (vergl. Abb. 5).

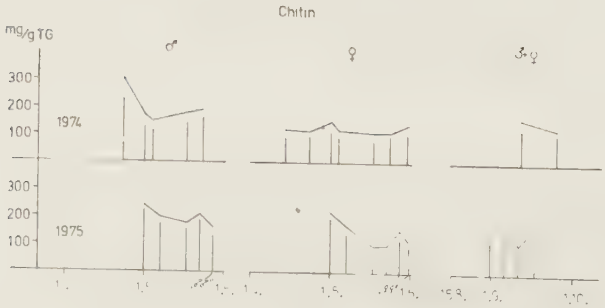

Abb. 7 Chitingehalt adulter Erlenblattkäfer in den Jahren 1974 und 1975 (vergl. Abb. 5).

nahme des Chitingehaltes kommen. Es sei noch darauf hingewiesen, daß der Chitingehalt der Geschlechter unterschiedlich ist. Die größeren Weibchen haben im Durchschnitt einen geringeren Chitinanteil. Dies läßt sich durch die Form der Tiere, die man prinzipiell einer Halbkugel angleichen kann, erklären. Bekanntlich nimmt bei zunehmenden Volumen einer Kugel deren Oberfläche relativ ab.

1.4. Kohlenhydrate.

Hierunter sind die drei Fraktionen K, 2K und I (Abb. 8, 9, 10) zusammengefaßt, wobei I die Mono- und Oligosaccharide repräsentiert, K die säurelöslichen und 2K die alkalilöslichen Polysaccharide. Der Anteil dieser drei Fraktionen an der Gesamtstoffzusammensetzung ist in jedem Falle sehr gering. Er beträgt immer nur wenige Prozente. Die Mengenschwankungen dieser Stoffe sind allerdings beträchtlich. Eine wesentliche Erscheinung ist offensichtlich das Ansteigen der Fraktionen K und 2K im Herbst. Die besonders für den Betriebsstoffwechsel wichtigen Mono- und Oligosaccharide zeigen dagegen diesen Anstieg nicht. Da von den Polysacchariden Zusammenhänge zur Aminosäuresynthese und anderen aufbauenden Funktionen im Stoffwechsel bekannt sind, läßt sich eine Steigerung dieser Fraktionen als Vorbereitung für die anschließende Winterruhe deuten.

1.5. Ninhydrinpositive Substanzen (NPS).

Unter ninhydrinpositive Substanzen werden bei dieser Bestimmungsmethode die Aminosäuren zusammengefaßt. Ist die Stoffwechselintensität der Tiere hoch, dann haben sie auch einen hohen Gehalt an Aminosäure (Abb. 11). So lassen sich direkte Zusammenhänge zwischen Aminosäure-Gehalt und Stoffwechselintensität wahrscheinlich machen. Damit sind auch die zum Teil drastischen Unterschiede zwischen zwei nahe aufeinanderfolgenden Sammelterminen zu erklären. Die Unterschiede betragen bis zu 50 %. Diese drastischen Wechsel im NPS-Gehalt sind ein Hinweis auf die großen Schwankungen, denen Freilandpopulationen ausgesetzt sind. Bereits kurze aber kräftige Umwelteinflüsse, vor allem aus dem abiotischen Bereich (z.B. Temperaturänderungen) können zu wesentlichen Verschiebungen im Stoffwechselgeschehen führen.

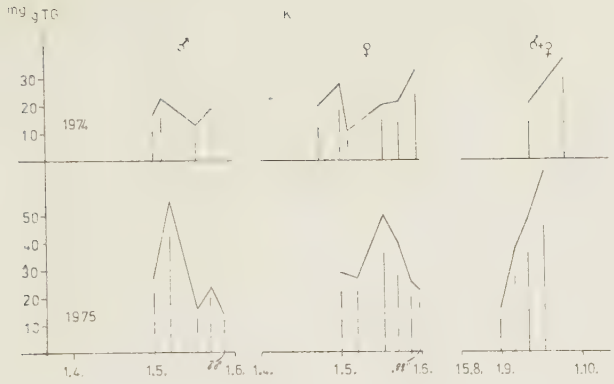

Abb. 8 Gehalt an säurelöslichen Polysacchariden (K) adulter Erlenblattkäfer in den Jahren 1974 und 1975 (vergl. Abb. 5).

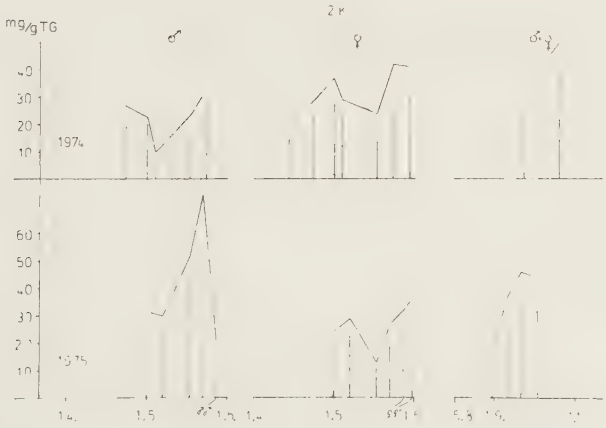

Abb. 9 Gehalt an alkalilöslichen Polysacchariden (2K) adulter Erlenblattkäfer in den Jahren 1974 und 1975 (vergl. Abb. 5).

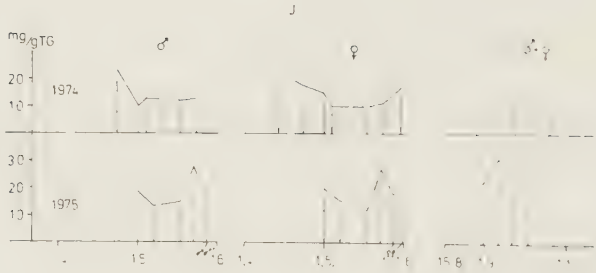

Abb. 10 Gehalt an Mono- und Oligosacchariden (I) adulter Erlenblattkäfer in den Jahren 1974 und 1975 (vergl. Abb. 5).

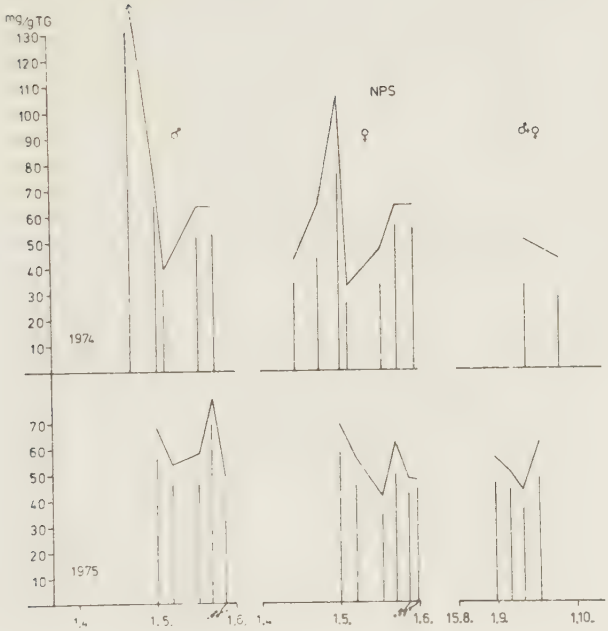

Abb. 11 Gehalt an Ninhydrinpositiven Substanzen (NPS) adulter Erlenblattkäfer in den Jahren 1974 und 1975 (vergl. Abb. 5).

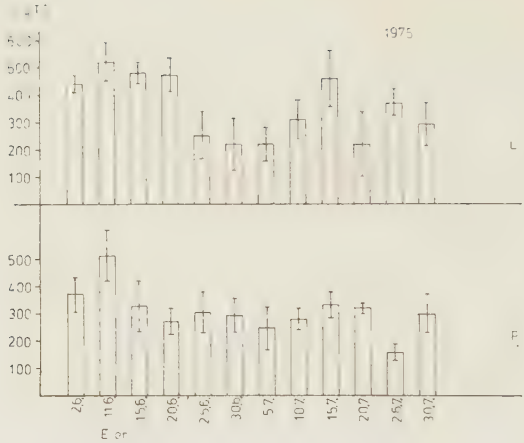

Abb. 12 Gehalt an Lipiden (L, oben) und Proteinen (P, unten) der Eier und Larven des Erlenblattkäfers (ab. 25.6. nur noch Larven).
Abszisse: Datum des Sammeltermins.
Ordinate: Milligramm pro Gramm Trockengewicht.
Die Balken stellen die Mittelwerte, die senkrechten Linien die Standardabweichung dar.

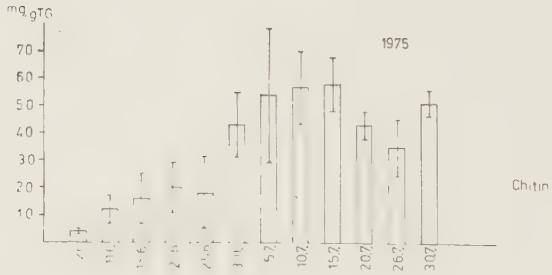

Abb. 13 Gehalt an Chitin der Eier und Larven des Erlenblattkäfers (vergl. Abb. 12).

2. Eier und Larven

Im Gegensatz zu den Adulten zeichnen sich bei den Eiern und Larven deutlich kontinuierliche Änderungen bei den meisten Stoffklassen ab. Dabei ist häufig eine auffällige Änderung an der Grenze zwischen denjenigen Proben, die Eier enthalten (in den Abbildungen als Eier bezeichnet) und denen, die nur noch aus Larven bestehen, festzustellen (vergl. Sammelform im Kap. Methoden).

2.1. Lipide.

Der Lipidgehalt (Abb. 12 oben) sinkt um den Hauptschlüpftermin auf ca. 50 % ab und steigt während der Larvalentwicklung wieder an. Gegen Ende dieser Entwicklung kommt es zu kurzzeitigen Schwankungen. Obwohl in der Embryogenese die Lipide als Energielieferanten zum Aufbau von Körpersubstanzen benötigt werden, zeigt sich aufgrund der Sammelmethode keine Abnahme: Die Abnahme von Lipiden in den Proben durch die Verwendung für den Körperaufbau wird ausgeglichen durch die immer noch neu hinzukommenden Eier. Erst die nur noch Larven enthaltende Probe zeigt, welch große Aufzehrung der Lipide durch den Baustoffwechsel erfolgt. Hinzu kommt auch eine Steigerung des Betriebsstoffwechsels durch Schlüpfen und Bewegung der Larven bis zum Beginn des Fressens.

2.2. Proteine.

Ganz im Gegensatz zu den Lipiden weisen die Proteine (Abb. 12 unten) ein recht konstantes Niveau auf, bei dem sich nur zwei Werte abheben. Ein Hinweis auf eine Ursache für diese beiden Abweichungen liegt nicht vor.

2.3. Chitin.

Der Gehalt an nichtlöslichen Strukturelementen (hier unter der Bezeichnung Chitin zusammengefaßt) (Abb. 13) steigt im Laufe der Eientwicklung kontinuierlich an. Dabei handelt es sich bei den Eiproben zunächst wohl nur um Material der Eihüllen, später zusätzlich um das Chitin der Embryonen und bereits geschlüpfter Larven. Das Absinken des Chitingehaltes gegen Ende der Larvalentwicklung ist sicher auf die starke Volumenzunahme, durch

Dehnen der Intersigmentalhäute und eine dadurch bedingte prozentuale Abnahme an Chitin zu erklären. Der Chitngehalt von Larven liegt stets unter dem adulter Tiere; er ist ca. 4 - 5 mal niedriger.

2.4. Kohlenhydrate.

Die Kohlenhydratgehalte zeigen recht unterschiedliche Muster. Eine eindeutige Tendenz ist jedoch erkennbar. Die Mono- und Oligosaccharide - als I bezeichnet - bleiben während der Eientwicklung konstant (Abb. 14 oben).Anschließend findet bis zur Mitte der Larvalentwicklung eine starke Zunahme statt. Danach sinkt der Gehalt an niederen Zuckern bis kurz vor der Verpuppung auf die Höhe, die er währnd der Eientwicklung hatte. Da die niederen Zucker wesentliche Energielieferanten für Bewegungsabläufe sind, ist dies in der Verbindung mit der erhöhten Bewegungsaktivität im ersten Abschnitt der Larvalentwicklung zu sehen. Die Abnahme gegen Ende der Entwicklung ist sicher auf die deutlich beobachtbare Trägheit der Larven zurückzuführen: Sie wandern nicht mehr auf andere Blätter. Außerdem fehlt das typische Pendeln mit dem Vorderkörper bei Beunruhigung. Die Larven lassen sich stattdessen von den Blättern fallen, ähnlich wie die Adulten. Der Gehalt an säurelöslichen Polysacchariden (K) (Abb. 14 unten) zeigt während der gesamten Ei- und Larvalentwicklung eine steigende Tendenz. Ein ganz anderes Bild zeigen die alkalilöslichen Polysaccharide (2K) (Abb. 14 mitte), die während der Eientwicklung eine leicht abnehmende Tendenz zeigen. Danach bleibt in der ersten Hälfte der Larvalentwicklung der Gehalt an alkalilöslichen Polysacchariden konstant, um danach deutlich anzusteigen.

2.5. Ninhydrinpositive Substanzen (NPS).

Der Gehalt an Aminosäuren ist während der Eientwicklung konstant (Abb. 15). Erst in den Proben, die keine Eier mehr enthalten, steigt der Aminosäuregehalt deutlich an, um während der längsten Zeit der Larvalentwicklung auf diesem hohen Niveau zu bleiben. Gegen Ende dieser Entwicklung sinkt der Gehalt an Aminosäuren wieder ab.

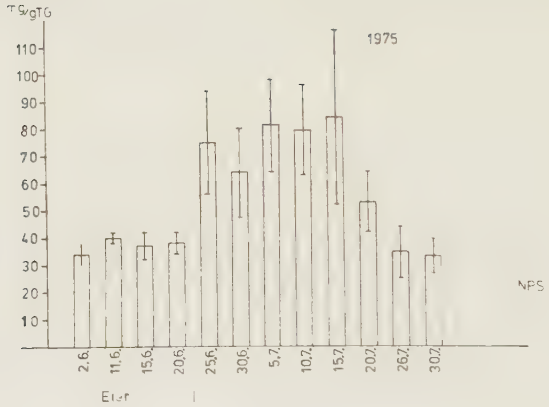

Abb. 15 Gehalt an Ninhydrinpositiven Substanzen (NPS) der Eier und Larven des Erlenblattkäfers (vergl. Abb. 12).

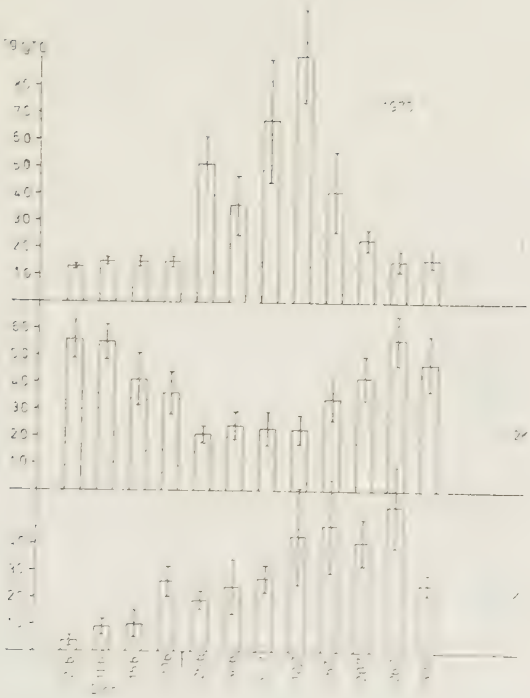

Abb. 14 Gehalt an Mono- und Oligosacchariden (I, oben), alkalilöslichen Polysacchariden (2K, Mitte) und säurelöslichen Polysacchariden (K, unten) der Eier und Larven des Erlenblattkäfers (vergl. Abb. 12).

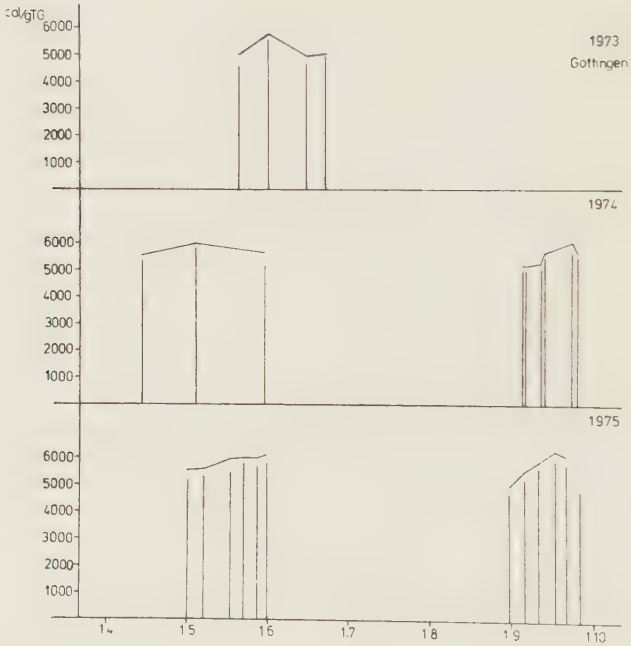

Abb. 16 Brennwerte adulter Erlenblattkäfer aus den Jahren 1973 - 1975. Die Proben 1973 wurden in der Umgebung von Göttingen gesammelt (vergl. Methoden).
Abszisse: Monatsangaben.
Ordinate: Kalorien pro Gramm Trockengewicht.
Die Balken stellen die Mittelwerte, die durchgezogenen Linien die Mittelwerte plus Standardabweichung dar ($\bar{x}$ + s).

Die Verläufe der Gehalte an 2K und NPS scheinen in direktem Zusammenhang zu stehen. Dies wird verständlich, wenn man beachtet, daß in der 2K-Fraktion jene Polysaccharide wiedergefunden werden, die bei der Aminosäuresynthese benötigt werden. Der verstärkte Abbau an alkalilöslichen Polysacchariden und die verstärkte Aminosäuresynthese für die Bildung körpereigener Eiweiße scheinen zu diesem gegenläufigen Bild zu führen.

II. Brennwerte

1. Adulte Käfer

Es wurden Stadien von Erlenblattkäfern aus den Jahren 1973 bis 1975 verbrannt. Die Göttinger Tiere (1973) traten im Frühjahr wesentlich später als die Erlanger Population auf: Die letzten Tiere konnten noch 3 Wochen nach dem Absterben der Erlanger Tiere gesammelt werden. Die Brennwerte (Abb. 16) der Göttinger Tiere lagen durchweg unter denen, der bei Erlangen gesammelten. Die lange Lagerzeit des Materials ist wohl kein Grund für diese deutlichen Unterschiede, da in tiefgefrorenem Zustand keine Umsetzungen größerer Art ablaufen können. Bei der Betrachtung der Werte (vergl. auch Anhang Tabelle 1) lassen sich nur geringe Tendenzen erklären. Die Unterschiede der Zunahmen bzw. Abnahmen sind klein. Möglicherweise ist bei den Herbsttieren ein Anstieg bedeutsam. Hinzuweisen sei noch auf die Proben aus dem Herbst 1974. Die kurzfristig aufeinander erfolgten Sammlungen zeigen, daß bereits geringe zeitliche Verschiebungen veränderte Werte ergeben können. Sicher ist hier die zufällige Zusammensetzung der Proben der ausschlaggebende Faktor und nicht die Zeit oder andere ökologische Faktoren. Dieses wird später bei der Besprechung der Bedeutung der Probengröße und Fehler ausgeführt. Bei den Frühjahrstieren wurde großenteils eine Trennung der Geschlechter bei der Verbrennung durchgeführt, da sich aber keine deutlichen Unterschiede in den Kaloriengehalten abgezeichnet haben, wurde auf eine getrennte Darstellung verzichtet.

2. Larven

Auch bei den Larven (Abb. 17) fällt es schwer, Tendenzen abzulesen,

auch wenn sich der optische Eindruck einer zunächst fallenden, danach wieder ansteigenden Kurve aufdrängt. Dies kann jedoch nicht einwandfrei aus den vorhandenen Werten geschlossen werden. Es sei lediglich erwähnt, daß die Probe vom 2.6.1975 mit fast 6.300 cal/g Trockengewicht als Mittelwert den mit Abstand höchsten Wert darstellt. Dies ist bei der hohen Lipidkonzentration in Insekteneiern nicht sonderlich erstaunlich.

3. Erlenblätter

Erlenblätter wurden während der Vegetationszeit 1974 gesammelt und gemessen, um mögliche Verschiebungen im Energiegehalt des Futters von Agelastica alni zu prüfen. Es ist bekannt, daß Blattmaterial im Laufe der Vegetationszeit seine chemische und strukturelle Konstitution verändert (Feeny 1970). So nimmt der Proteingehalt mit fortschreitender Zeit ab und der Zuckergehalt zu, auch wird der Zelluloseanteil durch das Verstärken der Zellwände erhöht (weiche Frühjahrs-, harte Herbstblätter). Für energetische Betrachtungen muß noch erwähnt werden, daß sich pflanzliches Material durch einen stets niedrigeren Lipid- und Proteinanteil von tierischem Material unterscheidet. Blätter haben statt dessen einen hohen Anteil an niederenergetischen Substanzgruppen (Zellulose und Lignine), was einen niedrigeren Kaloriengehalt bedingt. Der Mittelwert aller Einzelmessungen an Erlenblättern liegt mit 4.600 cal/g Trockengewicht deutlich unter dem Mittelwert aller Messungen am Erlenblattkäfer mit 5.400 cal/g Trockengewicht. Die oben erwähnte Verschiebung im Chemismus der Blätter kann mit der Brennwertbestimmung an den Energiedaten (Abb. 18) nicht erkannt werden. Die Schwankungen können nur als mögliche Reaktionen auf Witterungseinflüsse (Brzoska 1973) oder andere nicht jahresperiodische Schwankungen zurückgeführt werden. Selbst gegen Ende der Vegetationsperiode (Blätter wurden bis zum Laubfall gesammelt) tritt keine Erniedrigung der Werte auf, obwohl wahrscheinlich zu dieser Zeit der Großteil an Reservestoffen aus den Blättern abgezogen wird. Ein Grund für die geringen Schwankungen, wenn z.T. auch statistisch signifikant (vergl. Anhang Abb. 3, 4), mag wiederum die Sammelmethode sein, bei der versucht wurde, stets einen Querschnitt durch die Population der Blätter zu erhalten, wie dies für allgemeine energetische Fragen auch zwingend ist.

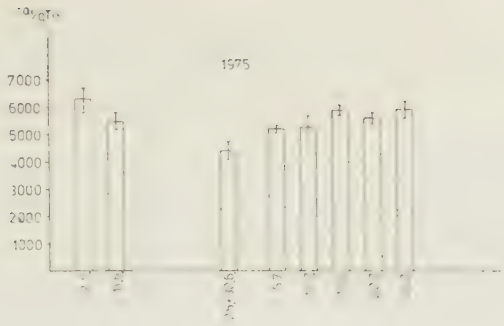

Abb. 17 Die Brennwerte der Eier und Larven des Erlenblattkäfers.
Abszisse: Datum des Sammeltermins.
Ordinate: Kalorien pro Gramm Trockengewicht.
Die Balken stellen den Mittelwert, die senkrechten Linien die Standardabweichung dar.

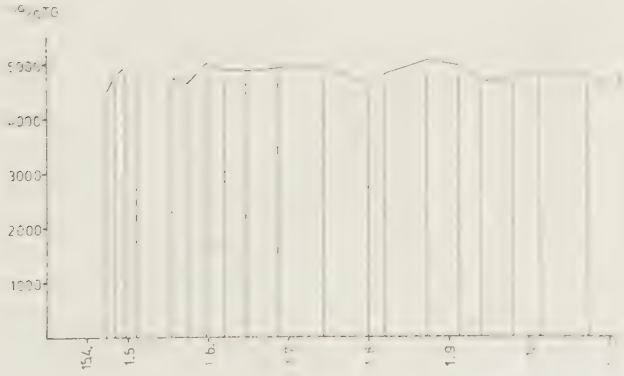

Abb. 18 Die Brennwerte von Blättern der Schwarzerle (Alnus glurinosa) während der Vegetationsperiode 1974.
Abszisse: Monatseinteilung.
Ordinate: Kalorien pro Gramm Trockengewicht.

Diskussion der Meßergebnisse

1. Stoffklassen und Brennwerte

Ganz allgemein lassen sich Beziehungen zwischen der wechselnden Stoffzusammensetzung der Tiere zu Entwicklungsstadien aufstellen. Dabei sind Unterschiede zwischen den verschiedenen Stoffgruppen festzustellen. Wichtige Beeinflussungen ergeben sich aus dem Energieverbrauch der Tiere, der durch abiotische Faktoren bedingt sein kann. Entscheidende Veränderungen im Entwicklungsgang der Tiere stellen das Schlüpfen der Larven aus den Eiern, die Entwicklung der Larven und der Übergang zur Imago dar. Diesen immer ablaufenden Vorgängen, die eine darauf sich beziehende Änderung der Stoffsubstanzen nach sich ziehen muß, sind unvorhersagbare Einflüsse der abiotischen Faktoren überlagert. Hierbei spielt die Temperatur für poikilotherme Tiere durch die Veränderung der Stoffwechselgeschwindigkeit eine entscheidende Rolle. Der Versuch einer Darstellung der Stoffzusammensetzung einer Population während einer Entwicklungszeit führt allerdings dazu, daß bei den adulten Tieren unterschiedliche physiologische Zustände erfaßt werden. Daraus ergeben sich zwangsläufig große Schwankungen, besonders beim Lipidgehalt. Bei den Eiern und Larven dagegen, die sich alle entwickeln und in einer ähnlichen Phase sind, sind eindeutige Änderungen der Stoffzusammensetzungen erkennbar. Hinweise auf die Wichtigkeit der Zusammenhänge zwischen der Stoffklassenverteilung und den Entwicklungszuständen liefern die unter Chitin zusammengefaßten Stoffe. Einmal fällt auf, daß die Männchen der Käfer einen durchweg höheren Gehalt an Chitin haben als die Weibchen. Zum anderen scheint der Gehalt an Chitin im Laufe des Lebens der adulten Tiere konstant zu sein. Die in den Ergebnissen zutage tretenden relativen Abnahmen haben den Grund, daß andere Stoffgruppen infolge von Umorganisationen im Stoffwechselgeschehen zunehmen. Dies ist besonders deutlich bei den Weibchen im Frühjahr 1975, wo die starke Zunahme der Lipidanteile zu einer relativen Reduktion der Chitingehalte führt (Eiablagezeit). Auch die mengenmäßig unbedeutenden Kohlenhydrate lassen zu Entwicklungszuständen deutliche Beziehungen erkennen. Die für die Lokomotion und andere

Bewegungsarten wichtigen niedermolekularen Kohlenhydrate treten in besonderem Maße dann auf, wenn die Tiere solche Aktivitätssteigerungen in ihrer Entwicklung zeigen. Eine solche Steigerung ist zum Beispiel zu Beginn des Larvallebens zu finden. Eine Abnahme dagegen erkennt man bei größer werdenden Larven, die dann in ihrem Verhalten sehr viel weniger Bewegungen zeigen. Von der Entwicklung und äußeren Faktoren abhängig sind auch die Aminosäureschwankungen zu deuten. Die Aminosäuren gehören dem kurzzeitigen Stoffwechselgeschehen an und unterliegen dadurch verstärkt äußeren Schwankungen. Ein deutlicher Unterschied ergibt sich hier bei den Larven und bei den Imagines. Während die großen Schwankungen der NPS-Anteile bei den Imagines mit kurzfristigen Aktivitätsänderungen und Umstrukturierungen im physiologischen Zustand in Verbindung zu bringen sind, lassen sich die relativ konstanten Anteile während der Eientwicklung, der ersten Hälfte der Larvalzeit auf den durch Entwicklungsvorgänge dauernden Bedarf zurückführen. Abiotische Einflüsse spielen hierbei offensichtlich eine untergeordnete Rolle. Die Schwankungen der Brennwerte bei Adulten, Eiern und Larven der Erlenblattkäfer sowie den Erlenblättern sind als gering anzusehen. Hervorzuheben sind lediglich die Extremwerte für Eier, die mit fast 6.300 cal/g Trockengewicht den höchsten gemessenen Wert darstellen. Obwohl diese Schwankungen gering sind, läßt sich eine große Zahl der Werte aufgrund der geringen Standardabweichungen gegeneinander statistisch absichern (Abb. 1 bis 4 Anhang). Beziehungen zu Entwicklungszuständen oder abiotischen Faktoren lassen sich hingegen nicht erkennen (exclusive des hohen Wertes für Eier). Solche Unterschiede können bereits bei zeitlich sehr nahe zusammenliegenden Meßproben auftreten. Diese kurzfristigen Schwankungen im Kaloriengehalt schwächen die Bedeutung der statistischen Absicherung ab. Die Schwankungen sind sicher auf die übliche Form des Sammelns der Tiere und die Probengröße, sowie die Meßgenauigkeit zurückzuführen.

Der Stoffbestand adulter Agelastica alni zeigt in einigen Substanzgruppen in unterschiedlichen Jahren zum Teil erhebliche Schwankungen, die sicherlich teilweise von der Temperatur im Winter und Frühjahr mit den daraus folgenden Terminen des Erscheinens aus dem Winterquartier und dem Beginn der Eiablage in Verbindung zu bringen sind.

Erstaunlich hierbei ist besonders der sehr unterschiedliche Lipidgehalt der Weibchen, die trotz dieser Schwankungen Eipakete von normaler Eizahl legen (vergl. Scheidter 1909). Auch der Zeitraum der Eiablage war etwa gleich lang. Die deutlichen Unterschiede im Frühjahr scheinen durch die Larvalentwicklung teilweise wieder ausgeglichen zu werden. Die geringen Möglichkeiten, Trends in der zeitlichen Abfolge zu erkennen, können teilweise durch den Sammelmodus, der einen Querschnitt durch die Population darstellen sollte, erklärt werden. Dieses Ausweichen in die eine oder andere Richtung der Zeitachse verdeutlichen exemplarisch auch die Werte der Larven vom 20.7.1974 (Abb. 2, 3 und 4).

2. Vergleich der Stoffklassen- und Brennwertbestimmungen

Der Vergleich soll klären, ob die wechselnden Brennwerte in irgend einer Weise zu dem Auftreten eines dominierenden Stoffes in Beziehung zu setzen sind. Um die Stoffklassen vergleichen zu können, wurden die Werte in drei Gruppen zusammengefaßt (d'Oleire-Oltmanns 1977 b). Es handelt sich um 1. die Lipide, 2. die Proteine und NPS und 3. die Kohlenhydrate (Abb. 19/20). Um die Bedeutung irgend eines Stoffes für die Brennwerte zu erkennen, sind zunächst die Stoffklassengruppen in Zusammenhang dargestellt worden. Dabei fällt auf, daß sowohl bei den adulten Tieren als auch bei den Eiern und Larven die Schwankungen bei den Lipiden am größten sind. Der Gehalt an Aminosäuren und Proteinen schwankt dagegen weniger. Als relativ konstant sind die Kohlenhydratwerte anzusehen. Wenn ein Zusammenhang zwischen den Stoffzusammensetzungen und der Änderung der Brennwerte vermutet werden kann, dann muß er von den Lipidwerten ausgehen. Einmal wegen der großen Schwankungen, zum anderen jedoch auch wegen der höchsten Energiegehalte (Lipide 9.500 cal/g, Proteine 4.200-5.600 cal/g, je nach Quelle, Kohlenhydrate 4.200 cal/g). Für die einzelnen Entwicklungsstadien und für die einzelnen Jahre wurde ein Vergleich zwischen Lipidgehalt und Kaloriengehalt und zusätzlich Proteingehalt durchgeführt. Um mögliche verdeckte Unterschiede herauszufinden, wurden die Gehalte an Kalorien, Lipiden und Proteinen zueinander ins Verhältnis gesetzt. Dabei dienten die Lipide als Bezugsgröße. Aus den beiden Jahren wurden jeweils der niedrigste Lipidwert gesucht und als 1 definiert. Die Brenn-

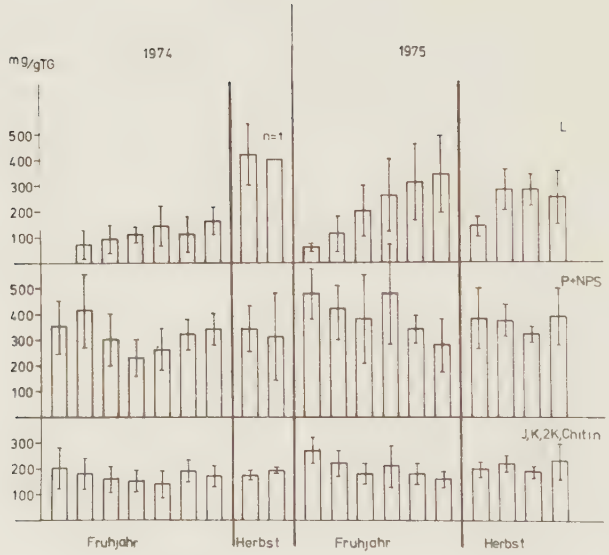

Abb. 19 Zusammenfassung aller Proben eines Sammeltermins (adulter Erlenblattkäfer) und Unterteilung der Stoffgruppen in Gruppen ähnlicher Energiegehalte.

Abszisse: Nichtlineare Darstellung der Sammeltermine in zeitlicher Aufeinanderfolge vom Frühjahr 1974 bis Herbst 1975.

Ordinate: Milligramm pro Gramm Trockengewicht.

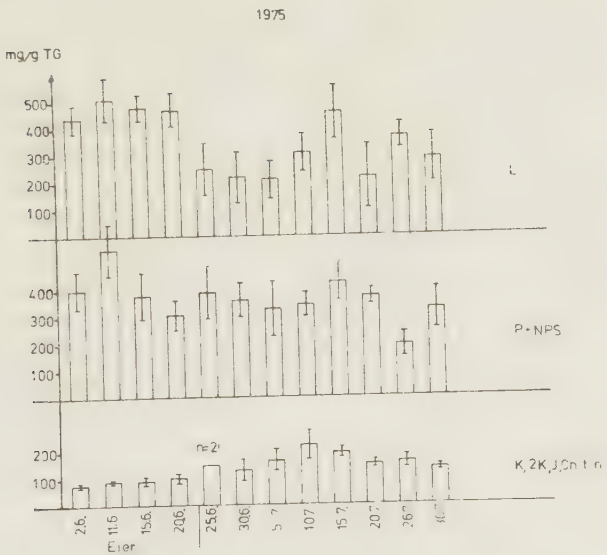

Abb. 20 Zusammenfassung der Stoffgruppen in Gruppen ähnlicher Energiegehalte der Werte der Eier und Larven von Erlenblattkäfern 1975.
Abszisse: Sammeltermine.
Ordinate: Milligramm pro Gramm Trockengewicht.

werte und Proteinwerte zum Zeitpunkt des Lipidminimums wurden ebenfalls als 1 festgelegt. Dadurch lassen sich alle Werte auch numerisch miteinander vergleichen (Abb. 21, 22, 23, 24). Bei den adulten Tieren liegt dieser Minimalwert bei Männchen am 1.5.1974 und am 6.5.1975. Die beiden Werte sind zusätzlich noch identisch. Für die Larven und Eier liegt das Lipidminimum am 5.7.1975. Auch mittels dieser Auswertung ist keine Verbindung zwischen den beiden Stoffgruppen und den Brennwerten nachweisbar, es ergibt sich sogar in einigen Fällen eine völlige Umkehrung der Verhältnisse. Für die adulten Käfer des Jahres 1974 fällt das Lipidminimum mit dem Maximum im Kaloriengehalt zusammen. Ähnlich, wenn auch nicht so kraß sind die Ergebnisse von 1975. Nur ein geringer Anteil der Verhältniszahlen für die Kalorienwerte liegt über dem Bezugswert. Lediglich im Herbst 1975 besteht eine geringe Möglichkeit, die stark steigende Tendenz der Lipidzunahme mit einer Kalorienzunahme zu korrelieren. Bei Eiern und Larven (Abb. 25) sind dagegen derartige Zusammenhänge erkennbar. Hier kann zumindest für größere Bereiche eine mögliche Parallele vermutet werden, obwohl oder gerade da die Schwankungen der Lipidwerte gering sind. Es sei noch erwähnt, daß alle Brennwertangaben in cal/g Trockengewicht gemacht wurden. Daher könnte der Aschegehalt, der Anteil an nichtbrennbaren anorganischen Substanzen für die fehlenden Korrelationen verantwortlich sein. Da aber der Aschegehalt sehr konstant über alle Proben verteilt ist (vergl. Anhang Tab. 1), entfällt auch diese Möglichkeit für eine Erklärung.

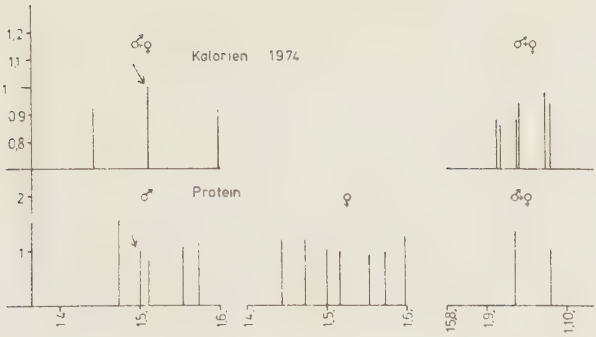

Abb. 21 Darstellung der Verhältniszahlen der Brennwerte (Kalorien, oben) und Proteinwerte (P, unten) adulter Agelastica alni 1974. Der Pfeil kennzeichnet den zur Vergleichsbildung eins gesetzten Wert. Bezugswert ist stets das Datum des minimalen Lipidgehaltes.
Abszisse: Monatsangaben.
Ordinate: Verhältniszahlen.

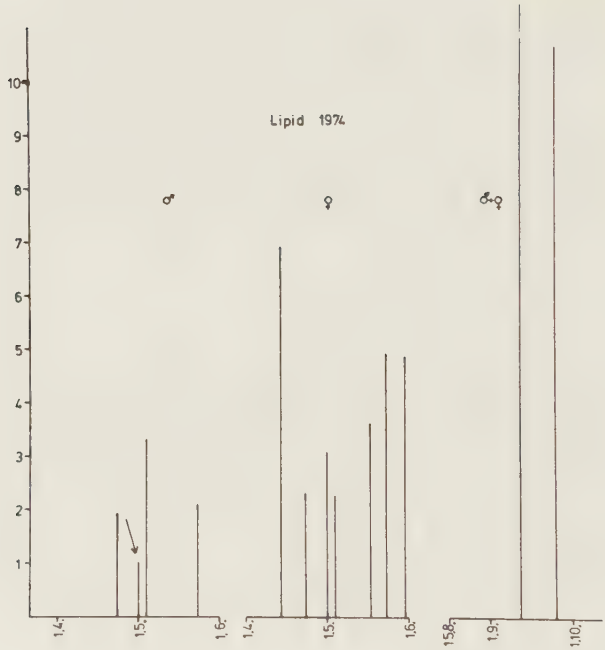

Abb. 22 Darstellung der Verhältniszahlen der Lipidwerte (L) adulter Erlenblattkäfer 1974. Der Pfeil kennzeichnet den zur Vergleichsbildung eins gesetzten Wert. Bezugswert ist stets das Datum mit minimalem Lipidgehalt (vergl. Abb. 20).

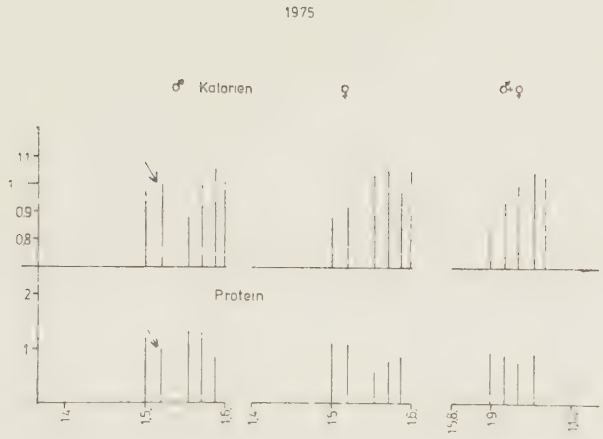

Abb. 23 Darstellung der Verhältniszahlen der Kaloriengehalte (oben) und Proteinwerte (P, unten) adulter Erlenblattkäfer 1975. Der Pfeil kennzeichnet den zur Vergleichsbildung eins gesetzten Wert. Bezugswert ist stets das Datum mit minimalem Lipidgehalt (vergl. Abb. 20).

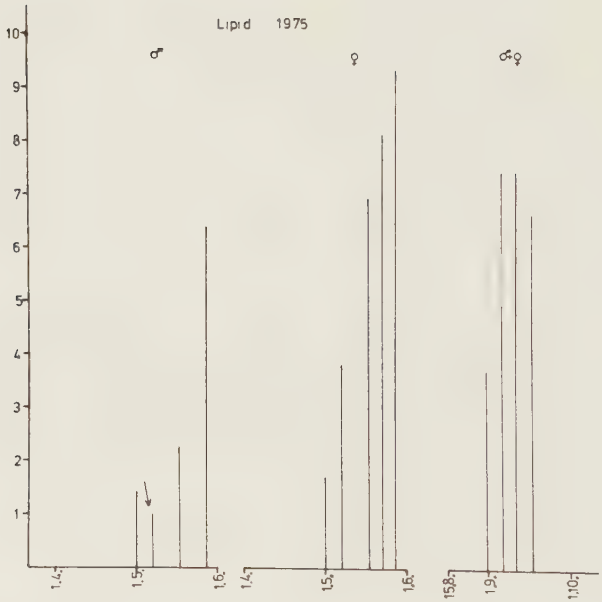

Abb. 24 Darstellung der Verhältniszahlen der Lipidwerte adulter Erlenblattkäfer 1975. Der Pfeil kennzeichnet den zur Vergleichsbildung eins gesetzten Wert (vergl. Abb. 20).

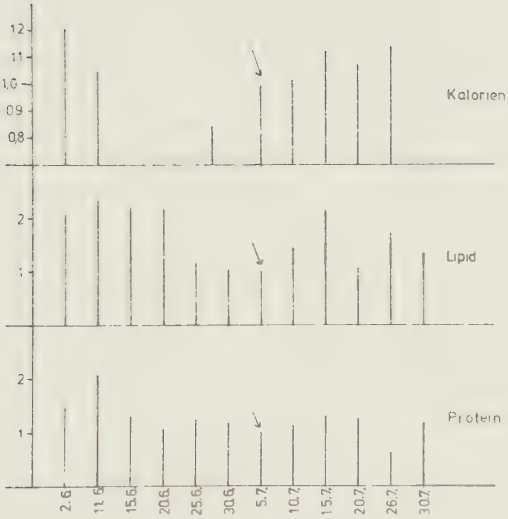

Abb. 25 Darstellung der Verhältniszahlen der Kalorien-, Lipid- und Proteinwerte der Eier und Larven von Erlenblattkäfern 1975. Die Pfeile kennzeichnen den zur Vergleichsbildung eins gesetzten Wert. Bezugswert ist stets das Datum mit minimalem Lipidgehalt.
Abszisse: Sammeltermine.
Ordinate: Verhältniszahlen.

Vergleich kalorischer Werte verschiedener Tiere und Pflanzen

Die einförmigen Ergebnisse der Brennwerte (selbst bei oftmals statistischer Absicherung) von Käfer und Futterpflanze und die im Gegensatz dazu zum Teil wesentlichen Verschiebungen innerhalb des Stoffbestandes der Tiere läßt die Frage aufkommen, ob sich ähnliche Verhältnisse bei anderen Organismen ebenfalls finden lassen. Aufgrund der Zusammenfassung von Brennwerten aus allen Organismengruppen durch Cummins und Wuycheck (1971) war es möglich, dieser Frage nachzugehen. Die Daten wurden gespeichert und nach verschiedenen Kriterien sortiert. Für die folgende Betrachtung wurden lediglich Werte,die durch Verbrennung ermittelt wurden, berücksichtigt. Ferner wurde bei tierischem Material Daten von Organen oder Teiltieren eliminiert. Bei Pflanzen wurde nur lebendes Material (z.B. kein abgefallenes Laub), ganze Pflanzen oder vegetatives Material in Betracht gezogen. Samen wurden wegen ihrer hohen Brennwerte (Johnson und Robel 1968) durch Speichersubstanzen und ihres geringen Anteils an der Gesamtpflanze ausgeklammert. Dies besonders, da die Brennwerte pflanzlicher Fruchtkörper eine wesentlich andere Kategorie haben als vegetatives Material im Gegensatz zu tierischen Fruchtkörpern. Sonst wurden alle Entwicklungsstufen gleich behandelt. Die Werte wurden in einer Häufigkeitsverteilung dargestellt. Dabei wurde eine 10 %-Klasseneinteilung gewählt. Diese logarithmische Einteilung beruht auf zwei Überlegungen (vergl. d'Oleire-Oltmanns 1977 a): Zum einen kann bei der Brennwertbestimmung als biologischer Methode, wie für viele vergleichbare Methoden, zunächst eine Meßungenauigkeit von etwa 10 % vermutet werden. Zum anderen schien ein logarithmischer Maßstab aus ökologischen Gründen angebracht. Für einen Räuber ist es beispielsweise von entscheidendem Unterschied, ob sein Nahrungsspektrum zwischen 400 und 800 cal/Einheit oder zwischen 4.400 und 4.800 cal/Einheit zu finden ist. Im Extremfall verdoppelt sich die Freßmenge, im zweiten Fall beträgt der Unterschied nur einige Prozent. Daher schien es sinnvoll, die Abstände zwischen den einzelnen Klassen logarithmisch zu wählen, da bei linearer Darstellung die niederen Daten konzentriert, die hohen gespreizt werden. Um für die einzelnen systematischen Gruppen

Angaben über den Mittelwert zu erhalten, wurden aus den angegebenen Werten Mittelwerte errechnet. Hierbei muß deutlich darauf hingewiesen werden, daß diese Angaben Mittelwerte aus Mittelwerten sind, und daher nur als Hinweis, nicht aber als statistisches Maß angesehen werden dürften. Ferner wurde zur Prüfung der Aussagekraft des Mittelwertes die Zahl der Werte, die in einem Schwankungsbereich von ± 10 % um den neu errechneten Mittelwert lagen, bestimmt. Die Daten wurden sowohl für cal/g Trockengewicht als auch für cal/g Trockengewicht aschefrei ermittelt. Dabei ist zu erwarten, daß durch die Eliminierung des Faktors Asche der Schwankungsbereich reduziert wird. Das zeigt sich deutlich bei der Verteilung aller Werte.

1. Werte für Bakterien und pflanzliches Material

Abbildung 26 zeigt die Verteilung aller verwendeten pflanzlichen Daten. Die Verteilung ist ziemlich breit. Für eine differenziertere Betrachtung wurde in aquatisches Material, bestehend aus Bakterien und kryptogramen Pflanzen, und in solches aus phanerogamen, terrestrischen Pflanzen unterteilt. Diese doppelte Untergliederung ergab sich aus den vorhandenen Meßdaten. In den Werten für aquatisches Material (Abb. 27) finden sich die meisten niedrigen, nicht aschefreien Werte aus Abb. 26 wieder. Der Mittelwert liegt deutlich tiefer und die Anzahl der wiedergefundenen Werte innerhalb des ± 10%igen Schwankungsbereiches ist ähnlich niedrig. Eine Korrelation zwischen den Angaben in cal/g Trockengewicht und dem Aschegehalt (Abb. 28) zeigt eine deutliche Abhängigkeit der Brennwerte vom Aschegehalt. Je größer der Aschegehalt, umso kleiner der Brennwert. Bei terrestrischen, phanerogamen Pflanzen liegen die Mittelwerte höher (Abb. 29) und die Brennwerte (mit Asche) sind stärker konzentriert. Trotzdem sind nur 50 % der Werte im Schwankungsbereich anzutreffen, bei aschefreien Werten ist diese Rate deutlich höher, sie liegt dort bei 85 %. Durch die fehlende Streuung aufgrund hoher Aschegehalte kann man die Brennwerte für einen Mittelwertsvergleich heranziehen. Wenn etwa die Werte einer beliebigen phanerogamen Pflanze oder vegetative Teile derselben eine gute Wiederfundrate um den in Abb. 29 angegebenen Bereich haben, ist dies ein Hinweis auf die Aussagekraft der Mittelwertsangaben. Um dies zu überprüfen, wurden die Einzelmeßwerte der Erlenblätter

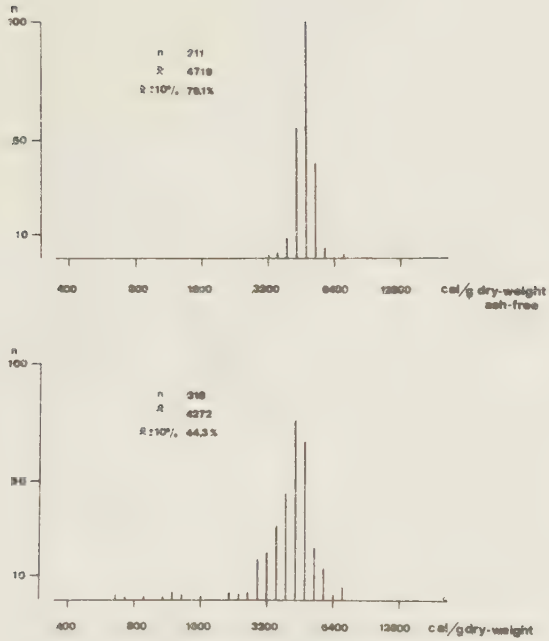

Abb. 26 Vegetatives und lebendes Pflanzenmaterial (vergl. Text). Häufigkeitsverteilung von Kaloriendaten, die mittels Verbrennung gewonnen wurden. Daten aus Cummins und Wuychek (1971).

Die Säulen kennzeichnen die Klassenmitte,

o deutet den Mittelwert an,

$\bar{x} \pm$ 10% gibt den prozentualen Anteil der in diesem Bereich gefundenen Werte an.

Abszisse: Kalorien pro Gramm Trockengewicht (unten) und Kalorien pro Gramm Trockengewicht aschefrei (oben), in logarithmischem Maßstab.

Ordinate: Anzahl der Werte.

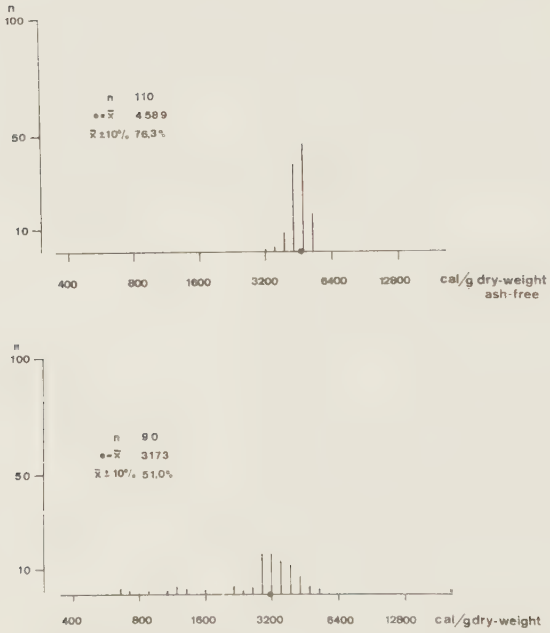

Abb. 27 Lebendes aquatisches Material bestehend aus Bakterien und kryptogamen Pflanzen (vergl. Abb. 26).

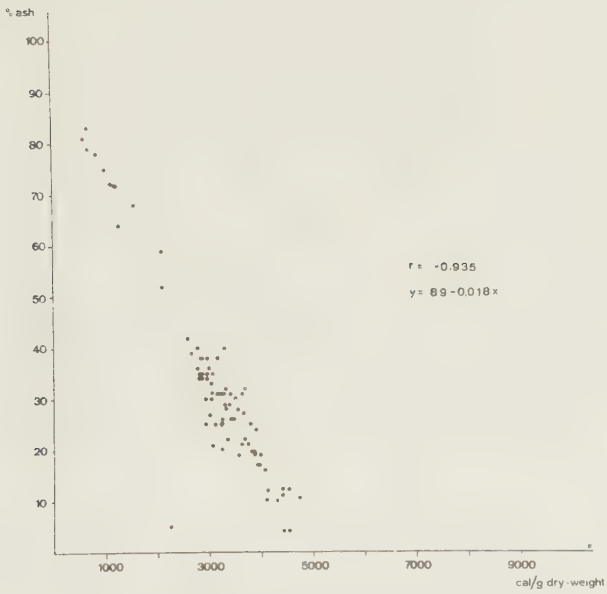

Abb. 28 Korrelation zwischen Aschegehalt und cal/g TG für die Werte von Abb. 27.
Abszisse: Kalorien pro Gramm Trockengewicht.
Ordinate: Aschegehalt in Prozent.

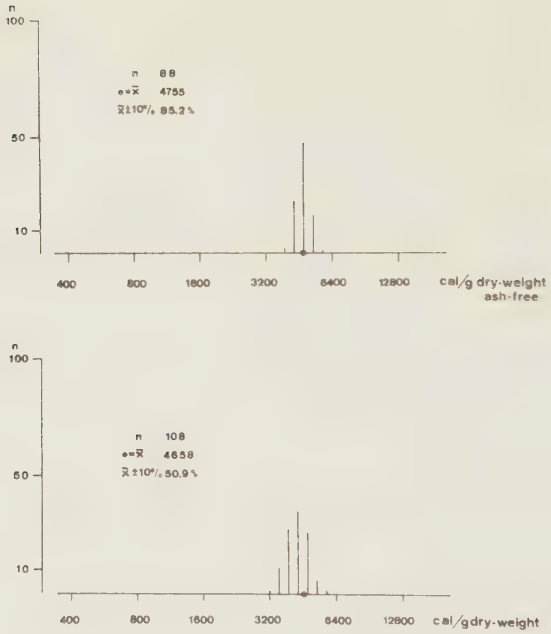

Abb. 29 Brennwertverteilung lebender, phanerogamer, terrestrischer Pflanzen (vergl. Abb. 26).

auch dieser Klasseneinteilung unterworfen. Das Ergebnis (Abb. 30) für Brennwerte (mit Asche) ist vergleichbar und die Wiederfundrate im ± 10 %-Bereich der phanerogamen Pflanzenwerte liegt bei 92,2 %. Der Literaturwert, der aus vielen Meßwerten verschiedener Pflanzen entstanden ist, ist damit fast identisch mit den vorgelegten Daten von Erlenblättern. Dies steht im Einklang mit der Vermutung von Runge (1973): ... "daß bei geeigneter Untergliederung für die wichtigsten Kompartimente Durchschnittswerte angegeben werden können" (vergl. hierzu auch Slobotkin und Richman 1961). Brennwerte für phanerogames, terrestrisches, vegetatives Pflanzenmaterial liegen bei 4.600 cal/g Trockengewicht. Dennoch bleibt die Notwendigkeit einer einmaligen Absicherung bestehen, um sicherzugehen, keinen Extremfall vor sich zu haben. Dies kann eine Lipidbestimmung, eine Aschegehaltsbestimmung oder eine Brennwertbestimmung sein. Diese Aussage gilt nur für die Verwendung der Werte in den Problemkreis "Energieflüsse", da hier durch die Ungenauigkeit im Bereich der Ermittlung anderer Faktoren kleinere Schwankungen nicht von Bedeutung sind.

2. Tierisches Material

Im Unterschied zu den weitgehend homogenen Pflanzen haben Tiere sehr verschiedenartige Stützelemente, etwa Kalk- oder Chitinpanzer, waraus sich bereits eine größere Variabilität der Werte vermuten läßt. Die Verteilung für alle vorhandenen Tierwerte (exclusive Organe etc.) ist in Abbildung 31 dargestellt. Auch hier zeigt sich wie bei den Pflanzenwerten eine starke Streuung der aschehaltigen Angaben zu niederen Werten. Für eine Differenzierung liegt lediglich bei den Arthropoden genügend Material vor (Abb. 32).Doch auch hier zeigt sich nur eine geringe Konzentration der Werte um den Mittelwert. Der Grund dafür sind die stark schwankenden Crustaceenwerte (Abb. 33). Innerhalb dieser Gruppe sind die Streuungen so groß, daß keinerlei verallgemeinernde Aussage möglich ist. Gründe hierfür sind wahrscheinlich auch im methodischen Bereich zu suchen. Die durch den Kalkpanzer bedingten hohen Aschegehalte können bei der Verbrennung nicht nur hemmenden, sondern auch verfälschenden Einfluß ausüben (Paine 1971; Darling 1976). Da bei der Verbrennung der Mischsubstanz "Organismus" nicht bekannt ist, welche Wechselwirkungen während

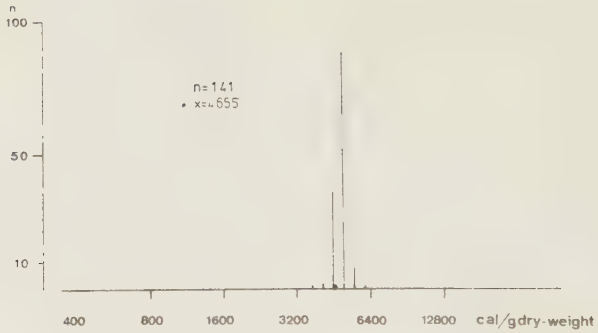

Abb. 30 Verteilung der Brennwerte der Blätter der Schwarzerle (Alnus glutinosa), gesammelt über die Vegetationsperiode 1974 (vergl. Abb. 26).

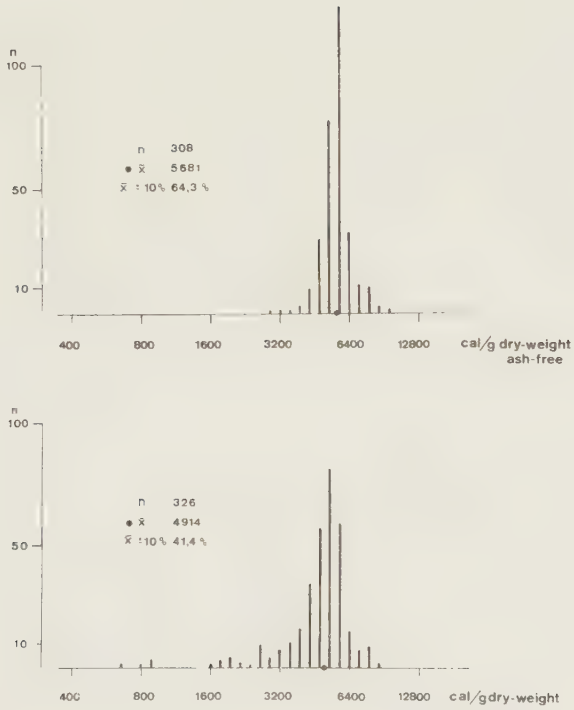

Abb. 31 Verteilung der Kaloriengehalte von Protozoen bis Säugetieren (vergl. Abb. 26).

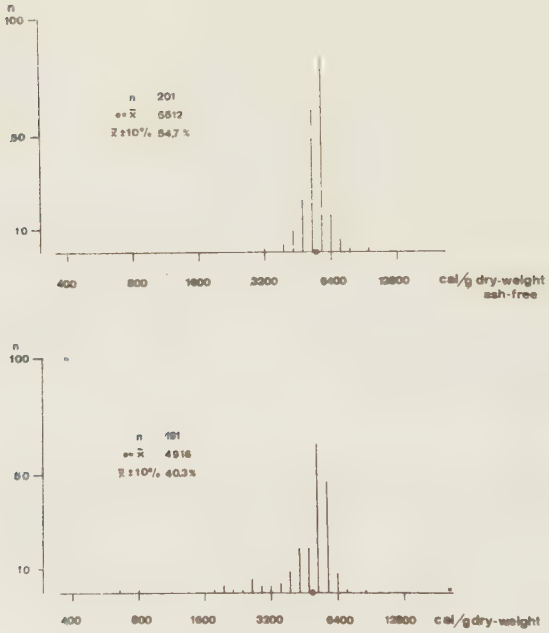

Abb. 32 Verteilung der Kalorienwerte von Arthropoden (nur ganze Tiere) (vergl. Abb. 26).

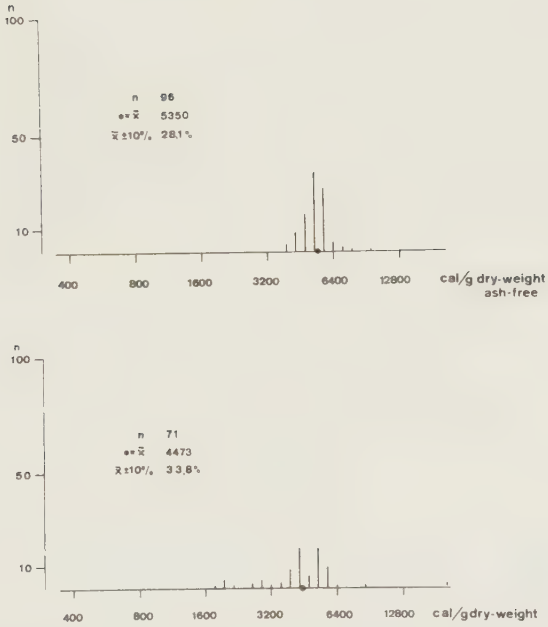

Abb. 33 Verteilung der Kalorienwerte von Crustaceen (vergl. Abb. 26).

der Verbrennung auftreten, scheint die Anwendbarkeit der Methode auf Material begrenzt, das in etwa ähnlicher Zusammensetzung vorliegt. Diese Behauptung wird außer durch die große Streuung der Werte durch weitere Angaben über Crustaceen unterstützt. Eine Korrelation zwischen Aschegehalt und Kaloriengehalt (Abb. 34) zeigt im Gegensatz zu Abb. 28 eine wesentlich geringere Abhängigkeit der Werte. Das zeigt, daß der Aschegehalt den Brennwert nicht nur dämpft, sondern auch noch in anderen Wechselwirkungen steht. Ferner findet man bei dieser Gruppe die mit Abstand höchsten Kalorienwerte mit weit über 10.000 cal/g Trockengewicht aschefrei. Diese extremen Werte (Snow 1972; Cummins und Wuycheck 1971) sind als Ergebnisse methodischer Schwierigkeiten anzusehen. Selbst bei der Annahme einer gewaltigen Fettakkumulation (Snow 1972) scheint es unvorstellbar, für die Mischsubstanz Krebs einen Wert höher als ca. 9.000 cal/g Trockengewicht aschefrei zu erhalten. Im organismischen Bereich sind lediglich bei speziellen Substanzen - etwa Kautschuk - Angaben von über 10.000 cal/g (Lieth, mündliche Mitteilung) bekannt. Elliminiert man die Crustaceenwerte aus den Arthropodenwerten, so wird die Konzentration der Werte wesentlich höher (Abb. 35), obwohl auch hier noch die niederen Werte den Mittelwert drücken. Trotzdem scheint hier bereits eine verallgemeinernde Aussage möglich.

Bedenkt man die große Variabilität innerhalb der Arthropoden, so zeigt diese Verteilung einen sehr engen Streuungsbereich. Dies wird unterstützt durch den Vergleich und die Variabilität der Werte von Agelastica alni. Hierbei wurden zwei Unterteilungen gewählt. Bei allen Werten des Jahres 1974 (Abb. 36) finden wir eine Wiederfunderate im ± 10 %-Schwankungsbereich um den Arthropoden-Mittelwert ohne Crustaceen von 72 %. Nimmt man die Werte von 1975, die verstärkt aus Frühjahrswerten und solchen von Eiern und Larven bestehen und die Werte aus Göttingen (1973) dazu (Abb. 37), so reduziert sich der prozentuale Anteil im ± 10 %-Bereich auf 59,4 %. Die Verteilung der Werte verdeutlicht, daß der Arthropoden-Mittelwert (mit Asche) durch die niederen Werte der Verteilung (hoher Aschegehalt) zu niedrig liegt. Die Werte des Erlenblattkäfers und seiner Stadien liegen mit 2 unter, 180 im, und 102 über dem festgesetzten Schwankungsbereich (für Arthropoden ohne

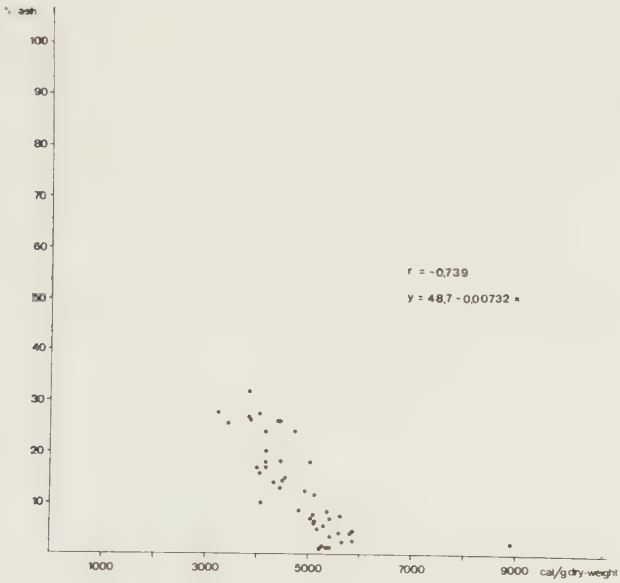

Abb. 34 Korrelation zwischen Kalorien- und Aschegehalt für Crustaceenwerte.
Abszisse: Kalorien pro Gramm Trockengewicht.
Ordinate: Prozentualer Aschegehalt.

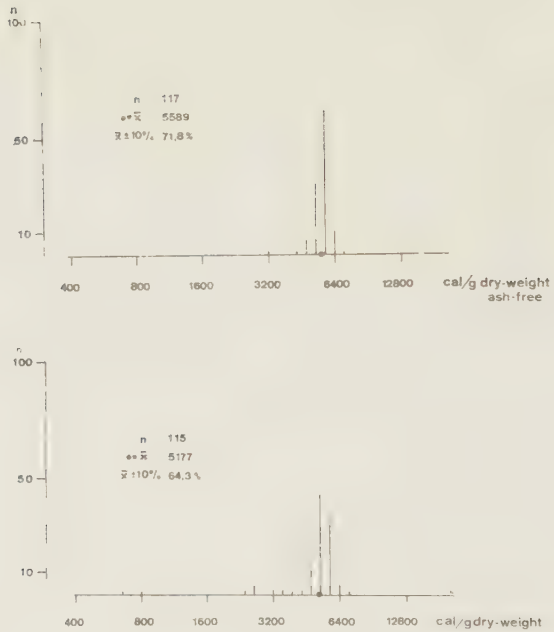

Abb. 35 Verteilung der Kaloriengehalte für Arthropoden ohne Crustaceen (Abb. 35 = Abb. 32 - Abb. 33) (vergl. Abb. 26).

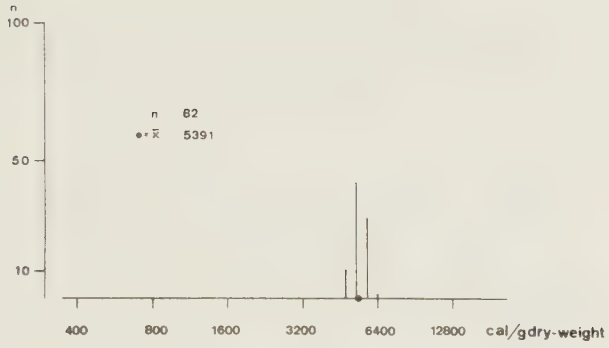

Abb. 36 Verteilung der Kaloriendaten (Einzelmeßwerte) des Erlenblattkäfers von 1974 (vergl. Abb. 26).

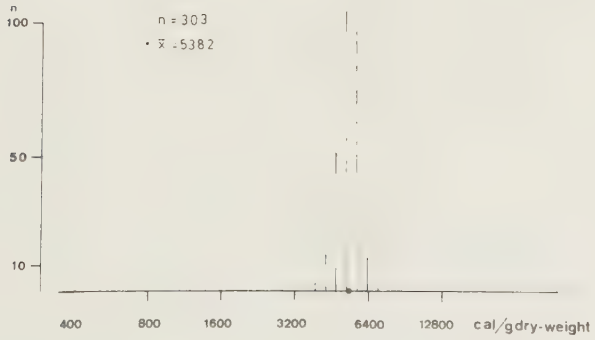

Abb. 37 Verteilung der Kaloriendaten (Einzelmeßwerte) des Erlenblattkäfers für alle ermittelten Werte von 1973 - 1975 (vergl. Abb. 26).

Crustaceen). Die im Vergleich zu den Erlenblättern geringe Konzentration der Werte muß auf die verschiedenen Stadien und auf den grundsätzlichen Unterschied Tier-Pflanze zurückgeführt werden.

Einen anderen Weg, Voraussagen über den Energiegehalt von Organismen zu machen, bietet die Kenntnis des Aschegehaltes. Allgemein wird aus der Angabe cal/g Trockengewicht und dem prozentualen Aschegehalt die Angabe mit der Bennenung cal/g Trockengewicht aschefrei ermittelt. Wegen der wesentlich stärkeren Konzentration der aschefreien Werte wurden aus Aschegehalt Daten der Erlenblattkäfer und Erlenblätter und dem mittleren aschefreien Brennwert der Literaturangaben (vergl. Abb. 29, 35) die Brennwerte für die Käfer und Blätter errechnet (Tab. 1). Um den zufälligen Charakter der Ergebnisse zu verringern, wurden noch Angaben von Grimm (1973) mit herangezogen, wobei es sich bei den Werten wiederum um Mittelwerte der Mittelwerte handelt. Das Ergebnis dieser Berechnung zeigt, daß die theoretischen Werte immer innerhalb der Standardabweichungen der Messungen liegen. Oft sind beide Werte identisch. Bei den eigenen Meßwerten liegt die größte Abweichung bei 260 cal, für die Werte bei Grimm bei 330 cal. Diese Werte ergeben eine 7- bzw. 6%ige Abweichung von den Meßwerten. Um zu testen, welche Schwankungen innerhalb der Brennwerte einzelner systematischer Gruppen auftreten, wurde diese Berechnung durchgeführt. Die große Übereinstimmung zwischen den rückgerechneten und den ermittelten Werten zeigt, welch hohe Zuverlässigkeit den Mittelwerten für cal/g Trockengewicht der Literaturangaben zukommt. Gleichzeitig zeigt dies, wie wenig sinnvoll es ist, für gewisse Fragestellungen eine differenzierte Messung durchzuführen, da sich hier keine Abweichung in der Genauigkeit von den in Literaturstellen angegebenen Werten finden lassen. Damit scheint eine hinreichende Genauigkeit in der Voraussage der Werte erreichbar zu sein. Diese Genauigkeit erscheint auch deshalb ausreichend, weil energetische Betrachtungen, besonders flächenbezogene, oft nur grob ausfallen können. Man verzichtet hierbei zum Teil auch bewußt bei der Berechnung auf zu große Genauigkeit (Grimm 1973, p. 253, Tabelle 26; Funke 1971). Neben diesen rechnerischen Vereinfachungen ergibt sich die Weitmaschigkeit des Rasters der Energiebetrachtungen aus weiteren Gründen. Die beiden wesentlichen zusätzlich notwendigen Methoden für Energieflüsse

Tabelle 1

Energiegehalt und Salzanteil verschiedener Probengruppen, sowie der rückgerechnete Wert aus Salzgehalt und mittlerem Literaturwert.

		n	$\bar{x}$	s	Asche-gehalt (%)	Literatur-mittelwert (cal/g TG aschefrei	rück-gerechne-ter Wert	pro-zentuale Abweichun
Agelastica alni	Göttingen 1973	50	5023	576	3,5	5589 (vgl.Abb.35)	5394	-7
Agelastica alni	Summe aller Werte 1974	82	5392	306	3,8	5589 (vgl.Abb.35)	5377	-
Agelastica alni	adult Früh-jahr 1975	88	5521	404	3,9	5589 (vgl.Abb.35)	5372	-3
Agelastica alni	adult Herbst 1975	35	5428	585	3,5	5589 (vgl.Abb.35)	5404	
Agelastica alni	Eier, Larven 1975	45	5444	571	4,3	5589 (vgl.Abb.35)	5349	-3
Agelastica alni	adult 1973 - 1975	241	5341	503	3,6	5589 (vgl.Abb.35)	5388	-
Agelastica alni	Summe aller Werte	303	5376	505	3,8	5589 (vgl.Abb.35)	5377	-
Rynchaenus fagi	Grimm 1973 Tab. 13		5707		3,9	5589 (vgl.Abb.35)	5371	-6
Strophosomus spec.	Grimm 1973 Tab. 15		5530		4,3	5589 (vgl.Abb.35)	5349	-3
Otiorrhynchus singularis	Grimm 1973 Tab. 15		5400		3,2	5589 (vgl.Abb.35)	5410	-
Blätter Alnus glutinosa	1974	80	4655	231	4,6	4755 (vgl.Abb.29)	4537	-3

sind die Respirationsmessung und die Bestimmung der Populationsdichte. Bei der Ermittlung der Respirationsgröße bedient man sich meist einer laborgebundenen Methode. Solchen Methoden ist oft ein Fehler von 10 % zuzuordnen, die Populationsbestimmung mit ihrer teilweise immensen Problematik hat Fehler von bis zu 50 %, die im limnischen Bereich manchmal noch weiter ansteigen. Dadurch wird nach dem Fehler-Fortplfanzungsgesetz ($x = \sqrt{a^2 + b^2 + \ldots + n^2}$) deutlich, welch geringe Rolle die Abweichung zwischen Meßdaten (Brennwerten) und den Mittelwerten oder den rechnerisch ermittelten Werten spielen. Die Signifikanzen zwischen den einzelnen Proben, sowohl der Käfer (vergl. Anhang Abb. 1, 2) als auch der Erlenblätter (vergl. Anhang Abb. 3, 4) zeigen, welchen Schwankungen und Veränderungen die Populationen ausgesetzt sind, wie ähnlich jedoch alle zusammengefaßten und abgeleiteten Werte liegen. Dies ist ein Hinweis auf die nivellierende Betrachtung von Energieflüssen.

Die Brennwertbestimmung ist eine äußerst präzise Methode. Es ist die einzige Methode, mit der unerwartete chemische Substanzen erfaßt werden können, die sonst durch das Raster der chemischen Analyse fallen, etwa besonders energiereiche Substanzen, die in irgendeiner Art zu irgendeiner Zeit unerwartet auftreten (vergl. die Probleme bei der Stoffklassenanalyse, siehe unten). Ihre Aussagekraft ist jedoch auf bestimmte Fragestellungen beschränkt. Dies gilt etwa für spezielle physiologische Fragestellungen. Wenn man darüberhinaus versucht, mit dieser Methode Angaben über den Energiefluß in Ökosystemen zu erhalten, dann tritt zwangsläufig ein Verlust an Aussagekraft ein. Das ergibt sich zum einen aus der Ausweitung der Methode auf viele Tiere, sodaß man ein sehr heterogenes Material erhält, als auch aus der Hinzunahme anderer Methoden der Ökologie, die mit sehr viel größerer Ungenauigkeit arbeiten müssen. Wie sind nun die Fehlergrößen bei der Brennwertbestimmung von Populationen einzuschätzen?

Methodische Probleme und Fehler

1. Brennwertbestimmung

Die bei der Brennwertbestimmung möglichen Fehler kann man in drei Kategorien einteilen: Einmal alle Fehler, die bei vorbereitenden Arbeiten auftreten und solche, die an die Verbrennung geknüpft sind, sowie die Auswertungsfehler. Zum ersten Bereich gehören die unterschiedliche Verschmutzung des Materials, Wägefehler und eventuell geringe Fehler bei der Trocknung. Die Hitzetrocknung kann bei hohen Anteilen an flüchtigen Substanzen einen Fehler bedingen, der allerdings so gering ist, daß er für energetische Fragen keine Bedeutung zu haben scheint (Woodland, 1972). Dem Fehlerkomplex Verbrennung sind der Eichfehler mit 3 % (identisch mit den Angaben bei Basu u. Sale 1974) und mögliche nicht feststellbare Rückstände bei der Verbrennung zuzurechnen. Die Auswertung der Schreiberstreifen kann eine Fehlergröße von bis zu 10 % erreichen. Nimmt man andere Materialien als Platin zur Zündung der Bombe, kommt durch die notwendige Wiegekorrektur (Draht verbrennt teilweise) eine weitere Unsicherheit hinzu. Bei Platin ist dies auszuschließen, da die Energieangabe des Platins im Bereich von Millikalorien liegt.

Basu und Sale (1974) geben bei der Verbrennung von Calciumcarbid eine "uncertainty" der von ihnen verwendeten Mikrobombe mit $\pm$ 7 % an. Berücksichtigt man den Unterschied "anorganisches-organisches Material" mit den großen Unsicherheiten, die die Mischsubstanz "Organismus" bei der Verbrennung darstellt, so muß dieser Fehler als Mindestmaß angenommen werden. Vermutlich ist eine Schwankungsbreite der Werte um 10 % ein angemessener Unsicherheitsfaktor. Vergleicht man Tabelle 1 mit diesem Fehler, so wird die Genauigkeit der Literaturmittelwerte als auch die Rückrechnung aus Literaturmittelwerten und Aschegehalt deutlich. Weitere Hinweise für die Voraussagbarkeit von Brennwerten mögen Überlegungen über die möglichen Schwankungsbreiten der Mischsubstanz "Organismus" sein.

1.1. Die Mischsubstanz Organismus.

Die Bestimmung von Brennwerten wurde in der physikalischen Chemie zur Ermittlung von Energiegehalten chemischer Verbindungen entwickelt. Bei der Verbrennung von Reinsubstanzen sind Interaktionen, die bei Mischungen auftreten können, nicht möglich. Daher konnten Daten mit großer Exaktheit ermittelt werden. In der Ökologie wird diese Methode nun zur Verbrennung von Gemischen verwendet, deren Zusammensetzung äußerst heterogen ist. Die Palette reicht von einfachen anorganischen Salzen bis zu komplexen Makromolekülen. Welche Ereignisse nach der Zündung ablaufen, ist nicht bekannt. Man kennt nur mögliche Wirkungen einzelner Substanzen (Paine 1971) oder abgrenzbarer Substanzgruppen (Darling 1976). Man weiß auch, daß weder Stickstoff- noch Schwefelverbindungen bis zum energieärmsten Niveau verbrennen. Daher wird in einigen Arbeiten empfohlen, die Bombe nach jeder Verbrennung mit einem geeigneten Lösungsmittel zu waschen und mittels Titration die Stickstoff- und Schwefelanteile zu bestimmen oder in der Literatur angegebene Korrekturfaktoren zu verwenden (Kesting, 1972). Diese Vorgehensweise wurde in dieser Arbeit nicht angewendet, da zum einen diese Faktoren gering sind, was aus den zu erwartenden Konzentrationen an Schwefel und Stickstoff in einem Organismus abzuleiten ist, zum anderen diese Korrektur bei den sonstigen Fehlern als zu vernachlässigender Faktor erscheint. Die Genauigkeit der Gesamtmethode wird nicht durch die Korrektur am schwächsten Glied erhöht. Die Folgen, die sich durch die Verbrennung der Mischsubstanz "Organismus" für die Exaktheit der Werte ergeben, sind nicht abschätzbar. Im allgemeinen scheint eine Vergleichbarkeit in den einzelnen Organismengruppen gegeben und somit eine Aussage möglich zu sein. Schwierigkeiten treten besonders bei sehr aschehaltigen Organismen auf, die wohl über den Einfluß der Reduzierung der Meßergebnisse hinausgehen (vergl. Crustaceen, Abb. 33). Die möglichen Interaktionen bei der Verbrennung zwischen Stoffen verschiedener Herkunft können auch die Ursache für die nicht nachweisbare Wechselwirkung zwischen Veränderungen im Stoffbestand und fehlenden Antworten bei den Brennwerten

sein. Sollte dies der Fall sein, so ist es in Zukunft problematisch, mit verschiedenen Methoden ermittelte Energiewerte (Stoffklassentrennung, Verbrennung) zu vergleichen.

Unterstützt werden diese Zweifel, wenn man Energiegehalte eines "synthetischen" Tieres mit den auftretenden hohen Schwankungen in den Stoffgruppen berechnet (Tab. 2). Die Brennwerte liegen im großen und ganzen höher als die gemessenen, obwohl die verwendeten Konzentrationen auch beim Erlenblattkäfer auftreten. Dies gilt sowohl für die Berechnung der aschefreien Werte als auch der Angaben in cal/g TG. Für die Berechnungen der aschefreien Werte wurde ein Aschegehalt von 4 % zugrundegelegt, der dem Mittelwert der Käferangaben entspricht. Da die Angaben für den Energiegehalt von Proteinen in der Literatur sehr variieren, wurden die Energiegehalte für einen maximalen, einen minimalen und einen mittleren Wert errechnet. Bei den gewählten Konzentrationsverhältnissen sind die dadurch hervorgerufenen Verschiebungen der Ergebnisse begrenzt.

Eine weitere Problematik für die Aussagekraft der Kaloriendaten ergibt sich in der Ähnlichkeit wenigstens eines Teils der Proteine und der Kohlenhydrate bezüglich ihrer Energiegehalte. Durch diese Vergleichbarkeit kann man diese beiden Stoffklassen gedanklich austauschen, ohne allzu große Veränderungen im Energiegehalt eines Tieres zu bekommen. Die energetische Bilanz wäre dann ähnlich, jedoch wären die Folgen für den Stoffwechsel des Verwerters dieser Stoffe enorm, da dann Stoffe mit völlig verschiedener Funktion zur Verfügung stünden. Brennwertangaben sagen nur wenig über die Stoffzusammensetzung aus. Es lassen sich andererseits Stoffe in beliebigem Verhältnis mischen um den gleichen Brennwert zu erhalten. Für Fragen im Ökosystem mag dies zunächst von untergeordneter Bedeutung sein.

Eindeutiger sind die Verhältnisse bei phanerogamen pflanzlichen Material. Selbstverständlich sind auch hier aufgrund der geringen Variation der Werte, die zum Teil durch methodische Probleme beim Sammeln bedingt sind, keine Aussagen über die im physiologischen Geschehen ablaufenden Veränderungen möglich. Durch den hohen Anteil weniger Stoffgruppen (Cellulose, Lignin) wird hier eher die Aussagekraft erreicht, die bei der Verbrennung einer Reinsubstanz auftritt.

Tabelle 2

Prozentuale Zusammensetzung eines "synthetischen" Käfers.

									gewählter Energiegehalt für die Fraktion
Protein	50	45	30	20	10	40	50	50	
Indermediärstoffwechsel u. Zucker	5	5	5	25	35	20	30	20	4500 cal/g TG
Chitin	10	10	15	15	15	15	10	20	4200 cal/g TG (eigener Meßwert)
Lipide	35	40	50	40	40	25	10	10	9500 cal/g TG

Daraus resultierende Energiegehalte in cal/g TG und cal/g TG aschefrei bei verschiedenen Brennwerten für Protein

cal/g TG aschefrei

6770	6965	7285	6675	6565	6045	5620	5490	Protein 5600 cal/g TG
6470	6695	7105	6555	6505	5805	5220	5190	Protein 5000 cal/g TG
6070	6335	6865	6395	6405	5485	4820	5290	Protein 4200 cal/g TG

cal/g TG bei 4 % Aschegehalt

6550	6686	6994	6404	6305	5803	5395	5270	Protein 5600 cal/g TG
6211	6427	6821	6293	6245	5573	5011	4983	Protein 5000 cal/g TG
5827	6082	6590	6145	6149	5265	4627	5079	Protein 4200 cal/g TG

Der Trockengewichtsanteil der Kohlenhydrate kann bei Pflanzen bis ca. 90 % betragen (Straskraba, 1968), ähnliche Konzentrationen sollten in entsprechenden Pflanzenteilen für Lignin angenommen werden können. Nach den bei Straskrabe vorgefundenen Werten wurde ähnlich wie für tierisches Material eine "synthetische" Pflanze konstruiert (Tab. 3). Die resultierenden Brennwerte liegen in einem wesentlich engeren Bereich und sind tatsächlichen Meßwerten von Pflanzenmaterial vergleichbar. Ein Grund für die unterschiedlichen Ergebnisse zwischen tierischem und pflanzlichem Material liegt in der klaren Trennung vegetativer und generativer Teile bei Pflanzen und in der völlig anderen Ökologie. Ganz allgemein sind Tiere durch ihren Ortswechsel größeren Änderungen der ökologischen Faktoren ausgesetzt. Außerdem machen sich die physiologischen Umorganisationen, wie etwa durch die Fortpflanzung und andere periodische Ereignisse (z.B. Erneuerung der Körperbedeckung) stärker bemerkbar als bei Pflanzen.

1.2. Probenzahl.

Im überwiegenden Teil der Literaturangaben liegt die Probenzahl bei drei Verbrennungen. Diese niedrige Anzahl an Parallelmessungen scheint auf die unglückliche Angabe von Long (1934) zurückzuführen zu sein, der in seiner Arbeit diese Zahl als ausreichend postuliert hat. Für einen Hinweis über den Kaloriengehalt einer Substanz scheint dies ausreichend zu sein. Auch für energetische Untersuchungen mag die Anzahl wegen der großen übrigen Fehler und wegen des großen Aufwands der gesamten Messungen oportun erscheinen. Allerdings wird durch geringe Probenzahl die mögliche Größe eines Fehlers erhöht. Long ging vielleicht davon aus, daß Pflanzenmaterial ziemlich homogen sei und daß man bei der Aufbereitung einer größeren Menge, wie es damals nötig war, lediglich den erhaltenen Mittelwert absichern müsse. Mit seinen Möglichkeiten konnte er auch nicht sehr viel mehr tun. Dieses kann man jedoch nicht auf die Mikrobombe übertragen, die heute zumindest in der zoologischen Ökologie sehr weit verbreitet ist. Durch die Verfeinerung des Meßverfahrens ist es notwendig, mehr Messungen durchzuführen, um die nun registrierten Schwankungen auch differenziert anzuwenden.

Tabelle 3

A. Zusammensetzung einer "synthetischen" Pflanze.

										mittlerer Energiegehalt der Fraktion
Protein	44	40	35	20	10	5	5	5	5	5000 cal/g TG
Kohlenhydrate	25	20	20	20	20	20	50	60	70	4200 cal/g TG
Rohfaser	25	35	43	58	68	73	43	33	23	4000 cal/g TG
Lipide	6	5	2	2	2	2	2	2	2	9500 cal/g TG

B. Draus resultierende Energiegehalte in cal/g TG aschefrei.

4660 4930 4500 4350 4250 4100 4260 4280 4300

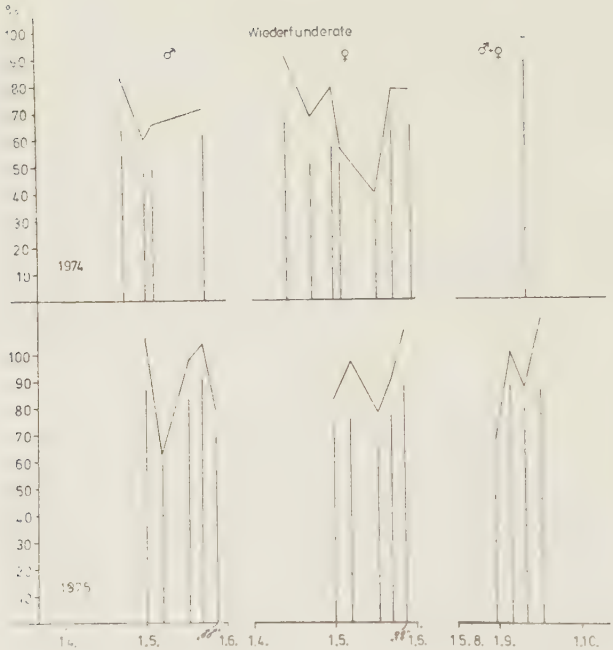

Abb. 38 Wiederfundrate (Summe aller Fraktionen) im Vergleich zur Einwaage (100 %) bei adulten Erlenblattkäfern 1974 - 1975.
Abszisse: Monatsangaben.
Ordinate: Prozent.
Die Balken stellen die Mittelwerte, die durchgezogenen Linien die Mittelwerte plus Standardabweichung dar ($\bar{x}$ + s).

1.3. Weitere Fehlermöglichkeiten.

Weitere Fehlermöglichkeiten sind durch den Umstand bedingt, daß neben Mischsubstanzen meist auch Mischmaterial verbrannt wird. Mischmaterial kommt dadurch zustande, daß entweder der Organismus zu klein ist und deshalb mehrere Individuen pro Verbrennung benötigt werden oder daß der Organismus zu groß ist und daher pulverisiert werden muß und ein Teil eines - hoffentlich - homogenen Materials entnommen wird. Zu weiteren Fehlern kann es dadurch kommen, daß extrem niedrige Gewichtsmengen zur Verbrennung gelangen. Bei geringen Einwaagen erhöht sich der Fehler deutlich, da mögliche geringe Substanzverluste stärkere Wirkung haben.

2. Stoffklassentrennung

Durch die bereits erwähnte pauschale Bestimmung ganzer Stoffgruppen ist nur eine begrenzte Verwertbarkeit der Ergebnisse als Absolutzahlen gegeben. Dies mag mit ein Grund für die stets recht hohen Standardabweichungen sein. Damit beschränkt sich die Anwendung der Methode auf vergleichende Fragestellungen. Beeinträchtigt wird sie weiter durch fehlende Angaben über die z.T. sicher sehr stark vertretenen Proteolipide (Glöckner, 1976). Diese sehr heterogene Stoffgruppe ist mit herkömmlichen chemischen Verfahren nicht zu extrahieren und geht nur qualitativ und teilweise in die Protein- und Lipidfraktion ein. Dadurch ist die Wiederfundrate bei der Stoffklassentrennung wohl auch so äußerst unterschiedlich (Abb. 38/39). Sicherlich kann man für diese unterschiedlichen Erfolgsraten nicht allein die Proteolipide verantwortlich machen, sie werden jedoch einen wesentlichen Anteil an diesen Schwankungen haben. Systematische Fehler bei der Trennung müssen ausgeschlossen werden, da das Material nicht kenntlich war und die zeitliche Abfolge der Trennung nicht mit der der Darstellung übereinstimmt.

Für abschätzende Betrachtungen innerhalb der ökologischen Energetik, auf dem heute üblichen Genauigkeitsniveau ist die Methode sicher geeignet - etwa im Räuber-Beute-Konnex - zur Beantwortung ungeklärter Fragen beizutragen. Ob sie zur Berechnung der Energiegehalte herangezogen werden sollte bleibt zu diskutieren.

Folgerungen

Bei der Aufstellung eines Energiebudgets nach der Formal A = P + R (A = Assimilation im ökologischen Sinn, P = Produktion, R = Respiration) oder allen Variationen sind Respirationsmessungen nötig. Die Ergebnisse dieser meist laborgebundenen Messung sind besonders abhängig von der Temperatur und der Größe des Objektes. Durch den unnatürlichen Temperaturverlauf im Labor (meist konstant) und die eingeschränkte Bewegungsfähigkeit der Tiere wird die Aussage verglichen mit den im Freiland auftretenden Respirationsraten verfälscht. Dies bedingt eine Unsicherheit in der Aussagekraft der Ergebnisse (Peakin, 1973). Aus diesem Grunde scheint es möglich, wie Zeuthen (1947) zeigte, ähnlich wie für die Kalorien, eine hinreichend genaue "Eichkurve" für den Sauerstoffverbrauch in Abhängigkeit von der Temperatur und Gewicht zu ermitteln (Elliott u. Davison, 1975). Als offene Frage bei der Energiebilanzbetrachtung bleibt die Bestimmung der Populationsdichte übrig.

Populationsbestimmungen sind zur Zeit nur bei Laborkulturen mit großer Genauigkeit durchzuführen. Bei ökologischen Untersuchungen dürfte dieses der schwierigste Teil jeder Untersuchung sein. Aus diesen Überlegungen scheint es lohnend, den Versuch einer Vereinfachung bei der Erstellung von Energiebudgets und Energieflüssen zu wagen. Folgende Schritte scheinen ausreichend zu sein: die Populationsbestimmung, das Messen der Trockengewichte und die Verwendung von Kalorien- und Respirationsdaten (vergl. Funke 1971, p. 91). Man kann dann sagen, daß für Normalfälle mit Hilfe einer guten Waage und eines Trockenschrankes, sowie einer Methode zur Populationsbestimmung Energieflüsse ermittelt werden können (Hickman u. Pitelka, 1975). Die erreichbare Genauigkeit scheint vergleichbar mit der, die mittels differenzierter Brennwertbestimmung erreicht werden kann, da wie wir gesehen haben die Genauigkeit in einem Detail der Gesamtanalyse durch die Vereinfachungen und Fehler in anderen Teilen der Bearbeitung nivelliert wird. Sicherlich ist es in speziellen Fällen unumgänglich, die zu bearbeitende Art auf ihren Brennwert zu testen (oder die Bestimmung des Lipid- oder Aschegehaltes durchzuführen), wenn bestimmte differenziertere Angaben angestrebt werden. Die Frage bleibt, inwieweit man durch die Anwendung informationsreicher und differenzierter Energetik zusätzliche Aussagen über die Verhältnisse in Ökosystemen enthalten kann.

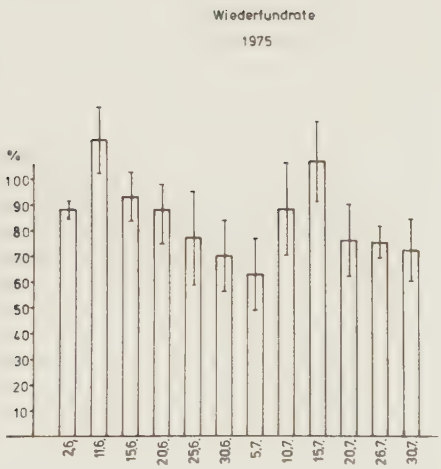

Abb. 39 Wiederfundrate (Summe aller Fraktionen) im Vergleich zur Einwaage (100 %) bei Eiern und Larven des Erlenblattkäfers.
Abszisse: Sammeltermine.
Ordinate: Prozent.
Die Balken stellen die Mittelwerte, die senkrechten Striche die Standardabweichung dar.

Tabelle 4

Energiegehalte verschiedener Proben von Erlenblättern (Alnus glutinosa) vom 6.8.1974.

Bezeichnung	Anzahl (n)	Brennwert (cal/g TG)	Standard-abweichung (s)	Prozentuale Abweichung vom Mittelwert
Blattspreiten	4	4179		-
			137	
durchschnittlich von Erlenblatt-käfern befallen	5	4322		3
unbefallene Blätter	4	4357	240	4
Gipfelblätter	5	4760	155	14
Gemisch (Zufallsblätter)	5	4632	72	10,8

Die Nivellierung der Information über die Brennwerte wird noch deutlicher, wenn man die Kalorienangaben für menschliche Nahrung zum Vergleich heranzieht. Diese Angaben beziehen sich stets auf auswertbare Kalorien, daß heißt der Anteil an nichtverdaulichen Substanzen wird subtrahiert (Schlage u. Stolley, 1971). Eine Subtraktion von Anteilen ist im biologischen Bereich grundsätzlich nicht möglich, da die nächste Verwerungsstufe bezüglich ihrer physkologischen Ansprüche zu ungenau bekannt ist, oder aber die Nutzung durch viele verschiedene Arten stattfindet. Dadurch können wir unterschiedlich hohe Anteile nutzbarer Energie in unterschiedlichen Bereichen des Systems erhalten. Die bereits von Verduin (1972) erwähnte Kokosnuß mag auch hier als Beispiel dienen. Die Energie des Fruchtfleisches wird entweder zum Austreiben einer neuen Pflanze verwendet oder kann als Futter für den Palmendieb dienen. Damit wird die Energie entweder in das pflanzliche System eingespeist oder in eine tierische Nahrungskette. Der große Energieanteil der Schale geht direkt in das System Boden. Wo und wie soll man bei energetischen Abläufen den Energiegehalt der Kokosnuß einsetzen?

Die Brennwertbestimmung ist in der Ökologie in vielfältiger Weise angewandt worden. Odum (1957) hat bei der Untersuchung seines Systems sehr allgemeine Angaben über Energiegehalte verwendet. Dies scheint eine Form der Anwendung für Ökosysteme zu sein, mit der man in relativ kurzer Zeit ein generelles Bild über die energetischen Zustände in diesem System bekommen kann. Hier wurde die Überbetonung einzelner Faktoren im Bereich der Messung von Energiebilanzen vermieden.

Eine andere Anwendung von Brennwerten geht bis in den Bereich der Pflanzengeographie. Golley (1969) vermutet einen Zusammenhang zwischen Energiegehalt und geographischer Breite des Vorkommens. Er postuliert, "... apparently there is a gradient in energy content from the equatorial region to higher latitudes or altidudes ...". Bereits Verduin (1972) setzte sich kritisch mit dieser Aussage auseinander, doch soll das Problem hier nochmals erörtert werden. Wenn, wie oben gezeigt, die Brennwerte als Zufallswerte einer Population nivellierte Informationsgehalte besitzen, so sind sie nicht uniform. Dies kann am Beispiel verschiedener Proben von Erlenblättern, die innerhalb einer Stunde im gleichen Erlenbruch gesammelt wurden gezeigt werden (Tab. 4). Die maximale Abweichung vom niedristen Wert beträgt 14 %. Vergleicht man hierzu die Schwankungen von Blattmaterial verschiedener

Breiten (Golley, Tab. 3), so liegt die maximale Abweichung bei 21 %. Die Auswahl der Proben und lokale Abweichungen können also durchaus ähnliche Größenordnungen erreichen, wie die geographisch postulierten von Golley. Zusätzlich auftretende Schwankungen lassen die punktuell durchgeführten Messungen von Golley als noch fragwürdiger erscheinen. Bei einem der beiden Maximalwerte handelt es sich um Nadelmaterial, daß aufgrund seiner Wachsschicht und speziellen Konstruktionselemente sich deutlich von Laubblättern im Energiegehalt unterscheidet (Boag u. Kiceniuk, 1968). Schon der relativ hohe Wachsanteil bedingt höhere Brennwerte. Die großen strukturellen Unterschiede und die ferne systematische Verwandtschaft machen die Abweichungen von 21 % erklärlich. Der Unterschied von 7 % zur Variationsbreite von Erlenblättern eines Tages scheint daher gering. Eine Abweichung von 20 % zwischen tropischen Blättern und englischen Nadeln mag signifikant sein, wahrscheinlich ist sie jedoch zum größten Teil durch strukturelle, nicht geographische Gründe bedingt. Im Vergleich mit alpinen Pflanzen (Hardely u. Bliss, 1964; Bliss 1962) treten in den Angaben von Golley Unterschiede von bis zu 40 % auf. Golley hat jedoch übersehen, daß alle Angaben der beiden Autoren in cal/g TG aschefrei sind und daher nicht zum direkten Vergleich mit cal/g TG herangezogen werden dürfen.

Wenn man die Werte verschiedener Autoren in drei Gruppen einteilt, einmal in eine unterhalb des Mittelwertes $\pm$ 10 % für phanerogame Pflanzen (Abb. 30), im Schwankungsbereich von $\pm$ 10 % und oberhalb, so zeigt sich (Tab. 5), daß die Werte von Golley sehr niedrig liegen, die Angaben für alpine Pflanzen (Bliss, 1962) und Pflanzen aus Spitzbergen (Brzoska, 1976) sich jedoch im Bereich des allgemeinen Mittelwertes ansiedeln. Lediglich "evergreen shrubs" (alles Ericaceen) und auch die immergrüne Ericacee Loiseleuria procumbens (Larcher et al., 1973) zeigen überdurchschnittlich hohe Werte. Daraus kann lediglich gefolgert werden, daß entweder immergrüne Gehölze, vielleicht an Extremstandorten, oder Ericaceen überdurchschnittliche Brennwerte haben. Dabei scheint aber die geographische Verbreitung von untergeordneter Bedeutung zu sein. Die Angaben von Williams u. Winstead (1972), die den Energiegehalt der Früchte von Acer negundo zwischen 31°36' und 48°51' nördlicher Breite gemessen haben, unterstützen dies. Die Energiegehalte sind als gleich anzusehen, die Gewichte der Früchte unterscheiden sich.

Tabelle 5

Vergleich der Verteilung verschiedener pflanzlicher Werte um den entsprechenden Mittelwert für phanerogames pflanzliches Material (Abb. 30).

Quelle		darunter	$\bar{x} \pm 10$ %	darüber
Golley 1969, Tab. 1	cal/g TG	26	10	0
Brzoska 1976	cal/g TG	1	18	2
Larcher et al. 1973	cal/g TG	0	0	4
Bliss 1962, Tab. 1				
evergreen shrubs	cal/g TG aschefrei	0	12	5
deciduous shrubs	cal/g TG aschefrei	0	17	0
club mosses	cal/g TG aschefrei	0	4	0
herbs	cal/g TG aschefrei	0	34	0

Ein anderes Beispiel, wo Kalorienwerte zu außergewöhnlichen Aussagen verwendet werden, findet man bei Thayer et al. (1973). Die Autoren leiten phylogenetische Unterschiede aus den Kaloriengehalten ab. Sie verwenden die Angabe cal/g Lebendgewicht. Die Benennung cal/g Lebendgewicht beinhaltet neben den Substanzen die bei den Anganben cal/g TG zur Bewertung kommen noch den Wassergehalt. Ihre Aussage, daß höher organisierte Tiere mehr Kalorien pro Gramm Lebendgewicht haben ist richtig; es erscheint jedoch unverständlich, warum man stattdessen nicht darauf hinweist, daß der Wassergehalt die entscheidende Maßzahl für den Evolutionsgrad darstellt. Ihre Aussage: Tiere die einen hohen Wassergehalt haben sind niedrig organisiert. Der Versuch, Brennwertbestimmungen zu phylogenetischen Betrachtungen heranzuziehen, erscheint vollends fragwürdig, wenn man die Werte der Autoren für cal/g TG betrachtet. Diese Angaben zeigen die bekannten Schwankungen und lassen sich für phylogenetische Betrachtungen nicht verwenden.

Diese wenigen Angaben über die Verwendung der Brennwertbestimmung zeigen, bis in welche Bereiche hinein die Methode angewendet wurde. Es ist deutlich, daß die Gefahr der Überinterpretation leicht gegeben ist.

Schlußbetrachtung

Ist die ökologische Energetik eine mechanistische Methode, die bei der Analyse von Ökosystemen die große Variabilität und die vielen Interaktionen, die Komplexität und die unvorhersagbaren Variablen zu erklären versucht? Zum Beispiel kommt es in Ökosystemen zu kurzzeitigen starken Veränderungen der Energiegehalte: Etwa bei Fütterungsvorgängen: Die Jungen verschiedener Arten (z.B. Albatross, Tupaja) werden unregelmäßig mit energiereicher Nahrung gefüttert und dann mit Nahrung geradezu "vollgestopft". Dadurch steigt ihre Energiegehalt sprunghaft an oder das Aufzehren von Fettreserven kann zu einer periodischen Verringerung der Energiegehalte führen (Skar et al. 1972) (z.B. Zugvögel, Tiere in Winterruhe). Brennwertbestimmungen und energetische Betrachtungen erfassen zwar diese Schwankungen, sie berechtigen jedoch nicht zu weitergehenden Aussagen und können bei der Erstellung von Energiebilanzen oft nicht berücksichtigt werden.

Die Energiegehalte pro Gramm Lebendgewicht können in verschiedenen Jahreszeiten deutlich unterschiedlich sein (Szwykowska, 1969). Die Angaben der Biomasse der Rebhühner im Herbst und Sommer dürften jedoch ähnlich sein, besonders wenn man die Schwierigkeiten der Populationsbestimmung berücksichtigt. Da im Juli, wenn die Tiere einen niedrigen Energiegehalt haben (1488 cal/g Lebendgewicht im Juli, 2371 cal/g Lebendgewicht im Oktober),bereits die Jungen geschlüpft sind, wird die Biomasse der Population einen höheren Wert erreicht haben. Im Herbst, wenn durch die Jungensterblichkeit die Biomasse der Population wieder auf ein geringes Niveau zusammengeschrumpft ist, liegt der höhere Kaloriengehalt vor. Durch diese Erscheinungen kann man vermuten, daß die Bilanz der Angaben cal/g Lebendgewicht über das ganze Jahr in etwa ausgeglichen ist. Besonders, da die Jungen bereits kurz nach dem Schlüpfen einen Kaloriengehalt pro Gramm Trockengewicht haben, der dem der Imago vergleichbar ist, scheint diese Vermutung angebracht (Myrcha et al., 1973).

Trotz vorhandener ähnlicher Biomasse und der damit ähnlich bleibenden Energiegehalte pro Gramm Trockengewicht für die Population während verschiedener Jahreszeiten mag deutlich werden, welche Veränderungen in den physiologischen Zuständen ablaufen. Es scheint daher sinnvoll, die Energiedaten als Hilfsmittel zur Beantwortung

weiterführender Fragen heranzuziehen, möglicherweise jedoch die abschätzende Verwendung vorzuziehen. Dabei muß darauf hingewiesen werden, daß es nicht darum gehen kann, die Bestimmung der Brennwerte mittels der kalorimetrischen Bombe zu kritisieren, sondern deren Anwendung für den Bereich der ökologischen Energetik. Hier scheint es fürderhin ausreichend zu sein, die zusammengefaßten Literaturdaten als Näherungswerte zu verwenden (Kendeigh, 1970; Kramer, 1975).

Die große Schwierigkeit, die in der Erfassung von Ökosystemen liegt, ist bedingt durch die Vielzahl an Interaktionen und die große Zahl an z.T. wohl wenig bekannten Variablen, die nicht vorhersagbar sind. Daher mag es verständlich sein, daß sich in der Ökologie die Anwendung der Brennwertbestimmung so stark verbreitet hat. Man muß jedoch die Frage aufwerfen, welche weiterführenden Schlüsse über Ökosysteme gemacht werden können, wenn mittels dieser Methode wenig Information über Interaktionen im System zu erhalten ist. Vielleicht spielen in diesem Bereich die Gedanken,die Simpson (1967) und Macfadyen (1975) geäußert haben,eine Rolle.

Man findet inzwischen in der Literatur Untersuchungen von Tundrasystemen bis zum tropischen Regenwald und von Collembolen bis zu Säugern. Hierbei fällt auf, daß über einzelne Arten mittels der Energetik und der sonstigen Untersuchungsmethoden wesentliche Beiträge zur Biologie und zur ökologischen Bedeutung gemacht wurden.

Die Nutzung der Primärproduktion durch Pflanzenfresser ist bei der Untersuchung großer Systeme meist jedoch sehr gering und liegt in einem relativ begrenzten Bereich. Die Angaben variieren von etwa 5 % bis gegen 30 %, die im aquatischen Bereich vorkommen sollen (Jakob, mündl. Mitt.). Unter natürlichen Bedingungen wird eine höhere Nutzung durch Anpassungen - die energetisch nicht erfaßt werden können - auch nicht möglich sein, da die einzelnen Arten sich sonst ihre Nahrungsgrundlage entziehen. Bekannt sind lediglich temporär starke Nutzungen der Konsumenten, die dann in ein anderes Stadium übergehen (Verpuppung), durch Mechanismen der Populationsregulation ihre Zahl regulieren (z.B. Absterben oder Verringerung der Fertilität) oder wandern (z.B. Huftier in Ostafrika). Dadurch wird eine langfristige Übernutzung verhindert.

Die geringe Nutzung der pflanzlichen Biomasse durch Pflanzenfresser ist ein wesentlicher Bestandteil für die Erhaltung von Ökosystemen.

Jedoch können bereits geringe Veränderungen große Folgen haben, Veränderungen, die wiederum energetisch zu vernachlässigen sind. Pflanzenfresser, die mengenmäßig nur einen geringen Anteil an der Biomasse der Fauna haben, können enorme Wirkungen haben. Weitbekannt ist die Bedeutung der Hirsche für den Zustand der Bergmischwälder. Es konnte gezeigt werden (Schauer 1977), daß die Naturverjüngung des Laubholzanteils bei hoher Populationsdichte der Hirsche verzögert wird, und somit die Möglichkeit besteht, daß der Bergmischwald in einen Fichtenforst ungewandelt wird. Bedingt werden diese Erscheinungen durch die veränderte Lebenssituation der Hirsche aufgrund anthropogener Einflüsse. Die Biomasse "Hirsch" beträgt pro Hektar lediglich einige Kilogramm im Vergleich zu den sehr hohen Biomassen der Insekten (Schauermann, 1973).

Dies zeigt, daß wenige Kilogramm einer Tierart pro Hektar keine Aussage über ihre Wirkung für das System zulassen. Es sind die Nahrungsbedürfnisse und das damit verbundene Freßverhalten, die die Bedeutung der Art bestimmen. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Elefanten. Durch ihren Vernichtungsfraß an Bäumen und Büschen der Buschsavanne wandeln sie ihr Biotop in eine Grassavanne um (Lanes, 1970). Dabei beträgt der Anteil der Elephanten an der Biomasse der Huftiere in der Serengeti lediglich 5 % (Hendrichs u. Hendrichs, 1971). Auch hier spielen wieder Verhalten und Bedürfnisse die entscheidende Rolle. Unter gewissen Umständen (Verhinderung von Wanderungen) können die Folgen gravierend sein (Myers, 1973).

Dies zeigt, mit welchen Problemen in der Ökologie zu rechnen ist und wie begrenzt die Möglichkeiten sind, mittels der Energetik Aussagen über Einzelfaktoren zu liefern. Es scheint ein Vorgehen nach der Quantität und weniger nach der Qualität stattzufinden. Diese Vorgehensweise ist sicher notwendig, um basale Informationen über Ökosysteme zu bekommen. Jedoch sollte diese Vorgehensweise als Übergang zu einer erweiterten Untersuchung von Ökosystemen betrachtet werden. Aufgrund der Vielzahl von Untersuchungen in diese Richtung und der einigermaßen ähnlichen Ergebnisse für großräumige Systeme, mag die Frage erlaubt sein: Wie kann mittels dieser Methode die Kenntnis über Ökosysteme weiter gesteigert werden?

Anhang

Statistische Absicherung der Brennwerte. Die Tabelle enthält die zur Absicherung verwendeten Meßmittelwerte (vergl. Abb. 1 - 4, Anhang). Die Standardabweichungen wurden mit dem f-Test (5 % Niveau) auf Signifikanz geprüft. Lag keine Signifikanz vor, wurde der t-Test angewendet. Die Werte wurden auf den Genauigkeitsniveaus 5 %, 1 % und $1^{o}/oo$ abgesichert.

Anhang Tab. 1 Mittelwerte der Meßergebnisse vom Erlenblattkäfer und Erlenblättern

		Datum	Anzahl (n)	Energiegehalt (cal/g TG)	Standardabweichg. (s)	Asche (%)
Agelastica alni (Chrysomelidae) Sammelort: Nähe Göttingen	adult ♂ ♀	Frühj. 1973	50	5033	576	3,4
Sammelort: Langensendelbach bei Erlangen	adult ♂ ♀	13.4.74	10	5388	216	3,6
		3.5.74	3	5905	138	3 9
		29.5.74	10	5287	329	3,2
		4.9.74	5	5087	153	3,5
		5.9.74	5	5007	173	-
		11.9.74	4	5072	200	4,0
		12.9.74	5	5472	167	-
		22.9.74	5	5677	408	3,4
		24.9.74	5	5472	144	3,6
	Larven	6.8.74	4	5581	126	-
		6.8.74	4	5606	176	-
		13.8.74	5	5528	158	-
		13.8.74	4	5453	206	-
	adult	12.1.75	2	5043	-	-
	♂ ♂	1.5.75	7	5444	120	3,8
	♀ ♀	1.5.75	7	4909	275	4,2
	♂ ♂	6.5.75	6	5608	208	4,6
	♀ ♀	6.5.75	13	5182	244	3,8
	♂ ♂	16.5.75	5	4916	323	4,0
	♀ ♀	16.5.75	7	5823	103	3,2
	♂ ♂	21.5.75	6	5605	255	
	♀ ♀	21.5.75	7	5919	84	3,6
	♂ ♀	21.5.75	6	5795	224	
	"♂ ♂"	26.5.75	4	5956	338	4,0
	"♀ ♀"	26.5.75	7	5498	202	4,0
	"♂ ♂"	31.5.75	7	5674	176	3,6
	"♀ ♀"	31.5.75	6	5868	440	4,4
	adult	31.8.75	7	4726	311	3,6
		5.9.75	7	5244	358	3,6
		10.9.75	6	5664	219	3,6

	adult	16.9.75	7	5998	325	3,5
		20.9.75	6	5842	319	3,2
		25.9.75	2	4596	-	-
	Eier	2.6.75	4	6286	359	4,5
	Eier + Larven	11.6.75	7	5442	362	4,9
	Larven	25.u. 30.6.75	5	4409	348	4,3
	Larven	5.7.75	6	5238	134	
	Larven	10.7.75	6	5284	388	4,2
	"	15.7.75	6	5883	192	5,6
	"	20.7.75	5	5604	202	4,0
	"	26.7.75	6	5919	278	3,7
Alnus glutinosa (Betulaceae)	Blätter*	22.4.74	5	4434	47	4,4
		25.4.74	5	4665	105	4,6
		29.4.74	4	4846	102	5,0
		3.5.74	5	4734	735!	5,4
		16.5.74	5	4677	74	4,9
		22.5.74	5	4502	154	4,9
	ohne Blattspreite -	30.5.74	5	4870	156	4,4
	mit Blattspreite -	30.5.74	5	4841	116	
	mit Eiresten -	6.6.74	4	4837	177	5,2
		6.6.74	5	4736	59	
	v.Larven angefr. -	6.6.74	3	4546	112	
		14.6.74	5	4645	182	4,8
	"	14.6.74	5	4757	158	
		26.6.74	9	4861	201	3,4
		13.7.74	4	4697	218	4,0
		1.8.74	5	4515	104	-
	durchschnittl. befallen	6.8.74	5	4322	114	
	unbefall.	6.8.74	4	4357	240	4,0
	Gipfelblätter	6.8.74	5	4760	155	
		6.8.74	5	4632	72	

Blätter junger Triebe	22.8.74	5	4907	140	3,3
	4.9.74	4	4795	145	4,2
	12.9.74	4	4558	91	4,1
Blätter kl.Büsche	24.9.74	5	4511	185	5,1
	24.9.74	5	4631	112	
"	4.10.74	5	4690	253	5,5
	4.10.74	5	4719	108	
	21.10.74	5	4559	232	4,5

* Wenn keine besonderen Angaben gemacht wurden, handelt es sich um ein Gemisch (siehe Methode) von Blättern.

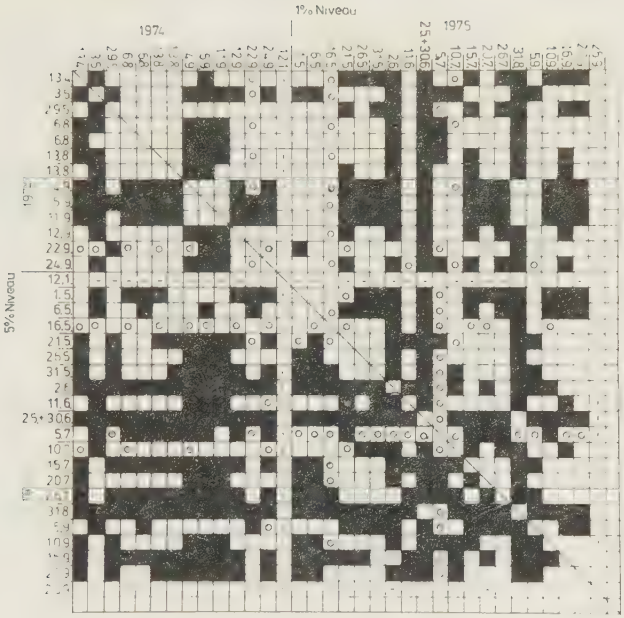

Abb. 1 Statistische Absicherung der Brennwerte des Erlenblattkäfers. Die Zeitangabe (Datum) definiert den Sammeltermin (vergl. Tab. 1, Anhang), o kennzeichnet die Werte, deren Standardabweichung mit dem f-Test signifikant sind und nicht im t-Test verwendet wurden.
Schwarz sind die signifikanten Werte dargestellt.
Die Diagonale trennt die beiden Genauigkeitsniveaus.

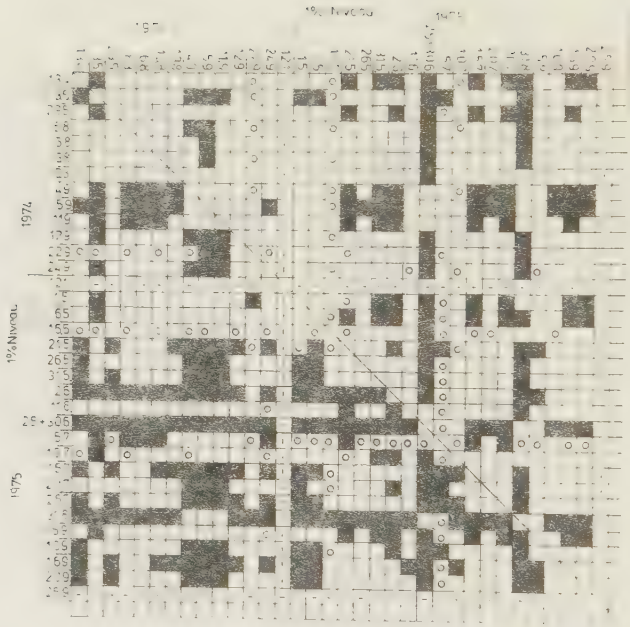

Abb. 2 Statistische Absicherung der Brennwerte des Erlenblattkäfers (vergl. Abb. 1, Anhang).

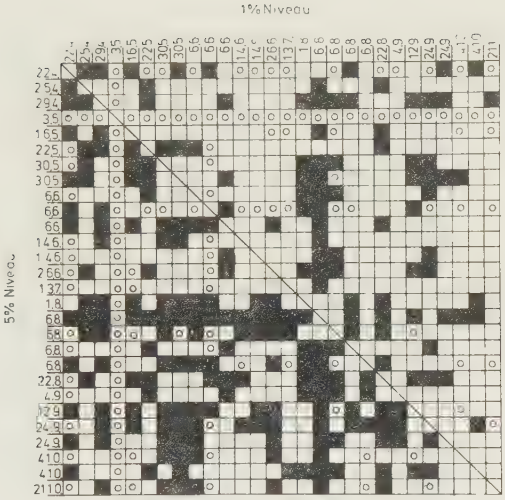

Abb. 3 Statistische Absicherung der Brennwerte von Erlenblättern (vergl. Abb. 1, Anhang).

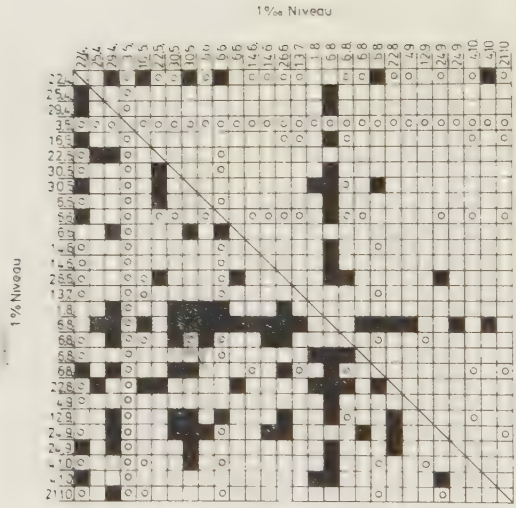

Abb. 4 Statistische Absicherung der Brennwerte von Erlenblättern (vergl. Abb. 1, Anhang).

Zusammenfassung

1. Im Freiland gesammelte adulte Orientalisklöfer (Melolontha hippocastani), sowie Eier und Larven wurden auf ihren Stoffbestand untersucht. Dabei ergeben sich durch die gewählte Sammelmethode, die einen Querschnitt durch die Population darstellen sollte, bei den Adulten starke Schwankungen. Diese sind durch die unterschiedlichen physiologischen Zustände der Tiere bedingt. Lediglich die Eiwerte zeigen hier weitere erklärbare Tendenzen. Bei den Eiern und Larven sind in allen Fraktionen deutliche Veränderungen festzustellen. Hierbei dürfte die relativ homogene Ähnlichkeit der physiologischen Zustände der ausschlaggebende Faktor sein. Die Wirkung abiotischer Faktoren wird durch die physiologischen Ansprüche bei der Entwicklung verdeckt.

2. Brennwerte der Orientalisklöfer zeigen für energetische Fragen wenig verwertbare Schwankungen. Lediglich die Werte der Eier heben sich deutlich von den anderen Messungen ab. Die geringen Unterschiede sind wiederum auf die Sammelform nach Dodgson und anderen besonders durch zurückzuführen. Die Notwendigkeit, Angaben über ein "Durchschnittsindividuum" zu ermitteln, verwischt die vorhandenen Unterschiede.

3. Der Vergleich zwischen der Stoffzusammensetzung und der Brennwerte der Tiere läßt keine Korrelationen zwischen mengenmäßig bedeutsamen Nährstoffgruppen (Lipide, Proteine) und Brennwerte zu. Dadurch wird die Vergleichbarkeit von Energieangaben, die mit den beiden Methoden erarbeitet wurden, in Frage gestellt.

4. Auch die Angaben der Brennwerte für Blätter sind relativ einheitlich. Messungen verschiedener Blattformen und unterschiedliche von Larven befallener Blätter deuten Schwankungen an, die jedoch für energetische Fragen im Bereich "Energieflüsse" schwer verwertbar erscheinen.

5. Der Vergleich eigener Brennwerte mit Literaturangaben zum Anlaß von Häufigkeitsverteilungen zeigt Unterschiede und Ähnlichkeiten von Brennwerten innerhalb systematischer Gruppen. Dabei ergeben sich meist starke Konzentrationen der Werte an den Mittelwert. Der Vergleich der eigenen Meßwerte mit den Literaturwerten weist auf eine Vergleichbarkeit weiterer Werte hin.

6. Die Betrachtung methodischer Probleme und Fehler soll wichtige Faktoren unterstreichen, die die große Ähnlichkeit der Brennwerte erklären. Dadurch werden die Grenzen der Anwendbarkeit in der ökologischen Energetik verdeutlicht. Der Vergleich der Fehler und Grenzen der beiden Methoden verweist auf offene Fragen bei der Anwendung.

7. Anhand von Fehlerabschätzungen anderer für Energieflüsse wichtiger Methoden wird versucht, die Bedeutung der Brennwertbestimmung für die ökologische Energetik zu hinterfragen. Hierbei spielt besonders die Populationsbestimmung eine wichtige Rolle.

Literaturverzeichnis

Anonymus: Schaden durch Chrysomela alni. Allgemeine Forst- und Jagd-Zeitung, LXI, 179 (1885).

Basu, A.K., Sale, F.R.: Evaluation of a biological aneroid mikrobomb calorimeter with calcium carbide. Thermochimica Acta, 10, 373 - 383 (1974).

Bliss, L.C.: Caloric and lipid content in alpine tundra plants. Ecology, 43, 753 - 757 (1962).

Boag, D.A., Kiceniuk, J.W.: Protein and caloric content of lodge pine needles. Forestry Chronicle 4, 1 - 4 (1968).

Bock: Über Chrysomela alni. Z. f. F. u. J.,p. 595 (1892).

Boyd, C.E., Goodyear, C.P.: Nutritive quality of food in ecological system. Arch. Hydrobiol. (Stuttgart) 69, 256 - 270 (1971).

Brisbin, I.: A determination of live-weight caloric conversion factors for laboratory mice. Ecology 51 (1970).

Brzoska, W.: Stoffproduktion und Energiehaushalt von Nivalpflanzen. in: Ökosystemforschung, ed.H. Ellenberg, Springer (1973).

Brzoska, W.: Produktivität und Energiegehalte von Gefäßpflanzen in Adventdalen (Spitzbergen). Oecologia 22, 387 - 398 (1976).

Calvet, E , Prat, H.: Recent progress in Microcalorimetry. Pergamon (1963).

Collatz, K.G., Speck, U.: Gesamtbestand an organischen Substanzen der Spinne Taegenaria atrica im Vergleich zu Protophormia terrae novae (Dipt.) und Orconectes limosus (Crust). Z. vergl. Physiol. 70, 35 - 44 (1970).

Cummins, K.W., Wuycheck, J.C.: Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. Mitt. int. Ver. Limnol. 18, 1 - 158 (1971).

Darling, M.S.: Interpretation of Global differences in plant caloric values. Oecologia 23, 127 - 139 (1976).

Elliott, J.M, Davison, W.: Energy equivalents of oxygen consumption in animal energetics. Oecologia 19, 195 - 201 (1975).

Feeny, P.: Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrients as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. Ecology 51, 565 - 581 (1970).

Fischer, Z.: The energy budget of Lestes sponsa (Hans.) during its larval development. Pol. Arch. Hydrobiol. 19, 215 - 322 (1972).

Funke, W.: Food and energy turnover of leaf-eating insects and their influence on primary production. Ecological studies, Analysis and synthesis, Vol. 2, 81 - 93 (1971).

Golley, F.B.: Caloric value of wet tropical forest vegetation. Ecology 50, 517 - 519 (1969).

Grimm, R.: Zum Energieumsatz phytophager Insekten im Buchenwald. I. Untersuchungen an Populationen der Rüsselkäfer (Curculionidae) Rhynchaenus fagi L., Strophosomus (Schönherr) und Otiorrhynchus singularis L. Oecologia 11, 187 - 262 (1973).

Glöckner, H.: Biochemische Stoffklassenuntersuchungen an vier ontogenetisch exponierten Stadien von Gryllus bimaculatus: Quantitative Beziehungen zur temperaturabhängigen Fertilität der Tiere. Staatsexamensarbeit Erlangen (1976).

Hadley, E.B., Bliss, L.C.: Energy relationships of alpine plants on Mount Washington, New Hamsphire. Ecol. Monogr. 34, 331 - 357 (1964).

Heim, G.: L'utilité du concept de valeur énergétique en écologie: Une étude basée sur des mesures effectuées sur des plantes mediterranéenes. Oecol. Plant. 9 (3), 281 - 286 (1974).

Hendrichs, H., Hendrichs, U.: Dikdik und Elephanten. Ökologie und Soziologie zweier afrikanischer Huftiere. Ethologische Studien, München (1971).

Hickman, J.C., Pitelka, L.F.: Dry weight indicates energy allocation in ecological strategy analysis of plants. Oecologia 21, 117 - 121 (1975).

Hoffmann, K.H.: Der Einfluß der Temperatur auf die chemische Zusammensetzung von Grillen (Gryllus, Orthopt.).Oecologia 13, 147 - 175 (1973).

Johnson, S.R., Robel, R.J.: Caloric value of seeds from four range sites in northeastern Kansas. Ecology 49, 956 - 961 (1968).

Kendeigh, C.S.: Energy requirements for existence in relation to size of bird. Condor, 72, 60 - 65 (1970).

Kersting, K.: A nitrogen correction for caloric values. Limnol. Oceanogr. 17, 643 - 644 (1972).

Klekowski, R.Z., Fischer, Z.: Review of studies on ecological bioenergetics of aquatic animals. Pol. Arch. Hydrobiol. 22 (2), 345 - 373 (1975).

Kozlovsky, D.G.: A critical evaluation of the trophic level concept. I. Ecological efficiencies. Ecology 49, 48 - 60 (1968).

Kramer, G.: Nischentrennung beim Grünkopfnektarvogel (Cyanomitra verticalis) und Brunpennektarvogel (Nectarinia kilimensis) (Fam. Nectariniidae, Aves) im Kivunochland (Republik Zaire, Afrika). Oecologia 20, 143 - 156 (1975).

Lanes, R.M.: Elephants as agents of habitat and landscape change in East Africa. Oikos 21, 1 - 15 (1970).

Lancher, W., Schmidt, L., Tschager, A.: Starke Fettspeicherung und hoher Kaloriengehalt bei Loiseleuria procumbens L. Desv. Oecol. Plant 8, 377 - 383 (1973).

Lieth, H.: The measurement of caloric values of biological material and the determination of ecological efficiency. in: Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level, ed. F.E. Eckardt, pp. 233 - 242 UNESCO, Paris (1968).

Long, F.L.: Application of calorimetric methods to ecological research. Plant Physiol. 8, 323 - 337 (1934).

Macfadyen, A.: Some thoughts on the behavior of ecologists. J. Anim. Ecol. 44, 351 - 363 (1975).

Myers, N.: Tsavo National Park, Kenya and its elephants: an interim appraisal. Biol. Conserv. 5, 123 - 132 (1973).

Myrcha, A., Pinowski, J., Tomek, T.: Variations in the water and ash contents and in the caloric value of nestling starlings (Sturnus vulgaris L.) during their development. Bull. Acad. Polon. Sci., Ser. Sci. Biol. 21, 10 649 - 655 (1973).

Nowak, E.: The influence of the ecotype of Alnus glutinosa (L.) Gaertn. on the numerical dynamics of a population of Agelastica alni L. (Chrysomelidae, Coleptera). Bulletin de L'Academie polonaise des Sciences Cl. II - Vol. XIV, No. 10, Serie des sciences biologique [illegible]

Odum, H.T.: Trophic structure and productivity in Silver Springs, Florida. Ecol. Monogr. 27, 55 - 112 (1957).

d'Oleire-Oltmanns, W.: Combustion heat in ecological energetics. What sort of information can be obtained? In: Application of calorimetry in life sciences, ed. Lamprecht & Schaarschmidt, p. 315 - 324, Berlin (1977).

d'Oleire-Oltmanns, W.: Stoffbestand und Kaloriengehalt beim Erlenblattkäfer (Agelastica alni, Chrysomelidae). Fragen an die Aussagekraft der Kaloriengehalte. Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Göttingen 1976 (im Druck).

Paine, R.T.: Ash and calorie determinations of sponge and opisthobranch tissues. Ecology 45, 384 - 387 (1964).

Paine, R.T.: Endothermy in bomb calorimetry. Limnol. Oceanogr. 11, 126 - 129 (1966).

Paine, R.T.: The measurement and application of the calorie to ecological problems. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2, 145 - 164 (1971).

Peakin, G.J.: The measurement of the cost of maintainance in terrestrial poikilotherms: a comparison between respirometry and calorimetry. Experientia 29 (7), 801 - 802 (1973).

Petrusewicz, K. (ed).: Secondary productivity in terrestrial ecosystems. Warszawa-Krakow: Polish Acad. Sci (1967).

Phillipson, J.: A miniature bomb calorimeter for small biological samples. Oikos 15, 212 - 223 (1964).

Phillipson, J.: Ecological Energetics. London: Arnold (1966).

Reichholf, J.: Der Einfluß von landwirtschaftlichen Kulturmaßnahmen im Auwald auf die Befallsstärke des Erlenblattkäfers (Agelastica alni L. Coleoptera, Chrysomelidae). Waldhygiene 10, 247 - 251 (1974).

Runge, M.: Energieumsätze in den Biozönosen terrestrischer Ökosysteme. Scripta Geobotanica 4, 77 pp. Göttingen: Goltze Verlag (1973).

Sawicka-Kapusta, K.: Changes in the gross body composition and the caloric value of the commen volue during their postnatal development. Acta Theriol. 15, 67 - 79 (1970).

Schauer, T.: Veränderte Waldvegetation in den Wäldern des Nationalparks Berchtesgaden. Jahrbuch d. Ver. z. Schutze der Bergwelt 42, 31 - 52 (1977).

Schauermann, J.: Zum Energieumsatz phytophager Insekten im Buchenwald II. Die Produktionsbiologische Stellung der Rüsselkäfer (Curculionidae) mit rizophagen Larvenstadien. Oecologia 13, 313 - 350 (1973).

Scheidter, F.: Beitrag zur Lebensweise von Agelastica alni L. Ent. Bl. p. 89 (1909).

Schindler, D.W., Clark, A.S., Gray, J.R.: Seasonal caloric values of freshwater zooplankton, as determined with a Phillipson bomb calorimter modified for small samples. J. Fish. Res. Bd. Can. 28, 559 - 564 (1971).

Schlage, C.: Die Bestimmung des Caloriengehaltes von Nahrung. I. Allgemeine Umrechungsfaktoren nach dem Atwater-System für den gegenwärtigen Lebensmittelverbrauch in der Bundesrepublik Deutschland. Z. Ernährungswiss. 10, 351 - 356 (1971).

Scott, D.: The determination and use of thermodynamic data in ecology. Ecology 46, 637 - 680 (1965).

Simpson, G.G.: The crisis in biology. The American Scholar 36, 363 - 377 (1967).

Slobodkin, L.B., Richman, S.: Calories per gram in species of animals. Nature, London 191, 299 (1961).

Skar, H.-J., Hagen, A., Østbye, E.: Caloric values, weight, ash and water content of the body of the meadow Pepit (Anthus prathensis L.). Norw. J. Zool. 20, 51 - 59 (1972).

Skinner: Theory, scope, and accuracy of calorimetric measurements. in: Brown: Biochemical Microcalorimetry(1969) AP.

Snow, N.B.: The effect of season and animal size on the caloric content of Daphnia pulicaria Forbes. Limnol. Oceanogr. 17 (6), 909 - 913 (1972).

Speck, U., Urich, K.: Das Schicksal der Nährstoffe bei dem Flußkrebs Orconectes limosus: Einbau von Glucose-U-^{14}C, Glutamat-U-^{14}C und Palmitat-U^{14}C in die verschiedenen Stoffklassen. Z. vergl. Phyiol. 63, 395 - 404 (1969).

Straskraba, M.: Der Anteil der höheren Pflanzen an der Produktion der stehenden Gewässer. Mitt. inter. Ver. Limnol. 14, 212 - 230 (1968).

Swzykowska, M.M.: Seasonal changes of the caloric value and chemical composition of the body of the partridge (Perdix L.). Ekol. Pol. Ser. A. 17, 795 - 809 (1969).

Teckelmann, U.: Temperaturwirkungen auf Wachstum und Stoffwechsel kaltstenothermer Fließwassertiere. Arch. Hydrobiol. 74, 479 - 527 (1974).

Thayer, G.W., Schaaf, W.E., Angelovic, J.W., La Croix, M.W.: Caloric Measurements of some estuarine organisms. U.S. Natl. Mar. Fish. Serv. Fish. Bull. 71 (1), 289 - 296 (1973).

Verduin, J.: Caloric content and available energy in plant matter. Ecology 53, 982 (1972).

Williams, R.D. jr., Winstead, J.E.: Population variation in weights and analysis of caloric content in fruit of Acer negundo. Castanea 37, 125 - 130 (1972).

Woodland, D.J.: A comparison of the effects of oven-drying and of freeze-drying on dry weight and calorific value of eucalyptus leaves. Aust. For. Fes. 6, 21 - 24 (1972).

Zeuthen, E.: Body size and metabolic rate in the animal kingdom. C.R. Lab. Carlsberg (Ser. Chim) 26, 17 - 165 (1974).

Danksagung

Ich möchte all jenen danken, die mich bei der Anfertigung der Arbeit unterstützt haben. Die große Zahl erlaubt keine namentliche Nennung aller. Lediglich drei Namen sollen erwähnt werden: Haarhaus, Lamprecht und Ruppell. Gedankt sei auch allen, die durch ihre wissenschaftliche Arbeit den Vergleich einer Vielzahl von Werten ermöglichten.

Lebenslauf

Ich wurde am 16. Dezember 1946 als Sohn von Anneliese und Herbert d'Oleire-Oltmanns in Salzberg bei Berchtesgaden geboren. Im Herbst 1952 wurde ich in die Volksschule Schönau/Berchtesgaden eingeschult. 1957 erfolgte der Übertritt ins Gymnasium. 1968 legte ich das Abitur am Karlsgymnasium in Bad Reichenhall ab und begann im Wintersemester das Studium der Biologie an der Freien Universität Berlin. Im Mai 1972 legte ich die Prüfung für das Diplom ab und siedelte dann zur Anfertigung der Arbeit an das II. Zoologische Institut der Friedrich Alexander Universität nach Erlangen über. Im Juli 1973 erlangte ich den Grad des Diplombiologen der Freien Universität Berlin. Im Frühjahr 1974 begann ich mit den Arbeiten für die vorliegende Dissertation.

Copy-Center 2000
852 ERLANGEN · Obere Karlstr. 30
Tel. 09131-26197